VOLKMAR VARESCHI

Vegetations-ökologie der Tropen

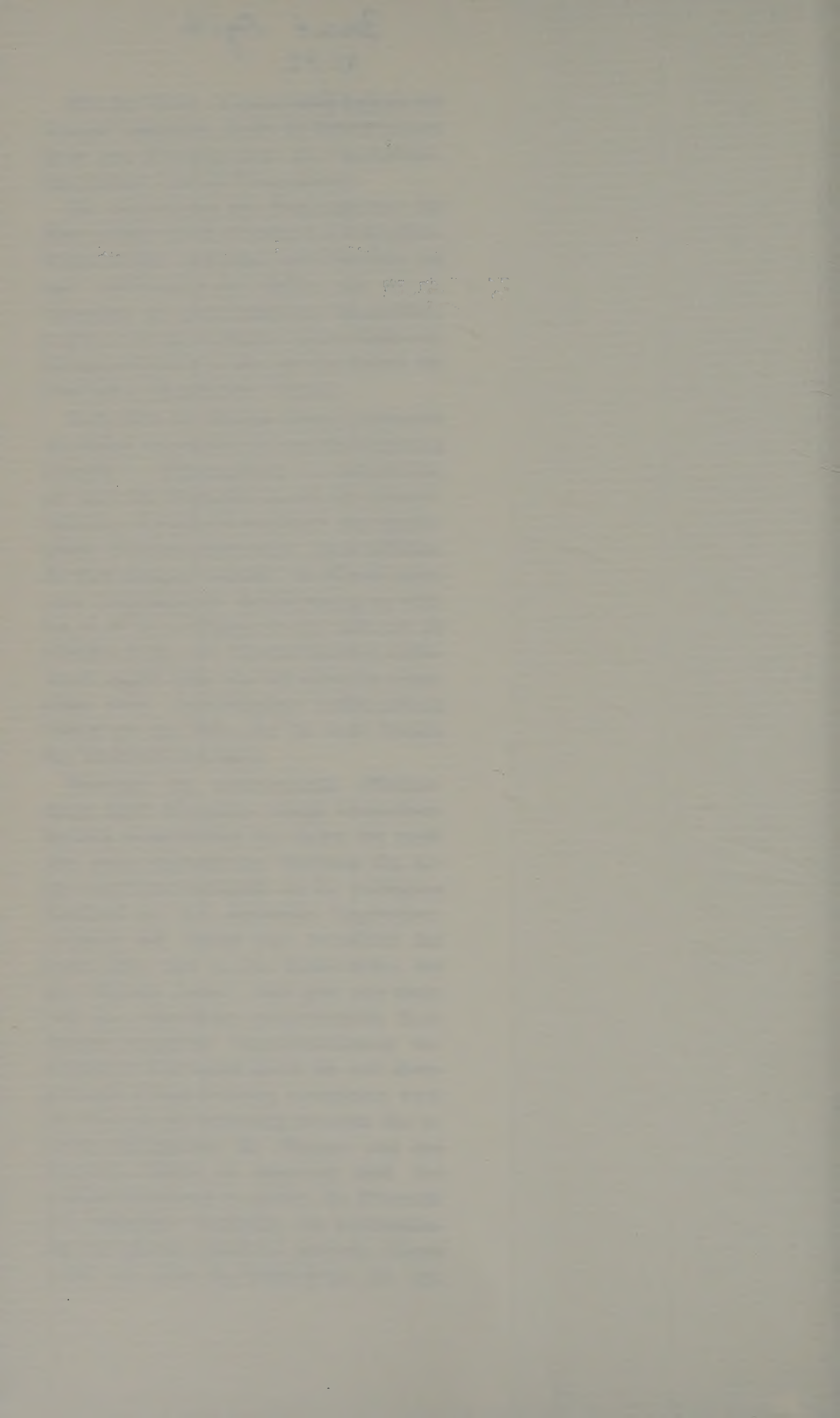
ULMER

Wie die Worte „Vegetations-Ökologie der Tropen“ andeuten, berühren sich in diesem Buch drei Wissensgebiete: die Vegetations-, die Umwelt- und die Tropenkunde.

Die Abgrenzung des Tropengebietes der Erde erfolgt durch Geodäten, Geographen, Klimatologen, Ökologen und Floristen auf sehr verschiedene Art. Daher wird die Information auf jene Erdstriche konzentriert, in denen sich die tropischen Sachverhalte verdichtet präsentieren, also auf das Gebiet der zweifellos „eigentlichen“ Tropen.

Auch wird die übliche Betrachtungsweise absichtlich vermieden, die kausale Beziehung Umwelt — Pflanzendecke so darzustellen, als wäre die Vegetation durch die Umweltfaktoren ausreichend bestimmt, um teleologische Fehlinterpretationen auszuschließen. Es wird dagegen versucht, die Pflanze selbst zum Ausgangspunkt der Forschung zu wählen, d. h., sie als Exponent und nicht nur als schlichte Folge der Umweltfaktoren aufzufassen. Dabei rückt wie von selbst die neuerdings etwas vernachlässigte Feldforschung wieder an den Platz, der ihr nach Ansicht des Verfassers zukommt.

Während die außertropische Pflanzendecke durch besonders strenge Umweltverhaftung ausgezeichnet ist, besitzt die tropische jenen idiotypischen Reichtum des Arten- und Formenspiegels, der ihr wichtigstes Merkmal ist. Ein weltweiter Vegetationsvergleich auf Grund von Artenlisten hat kaum Sinn, weil es den Systematiker, der alle Pflanzen „kennt“, nicht gibt; und dann, weil die erstaunliche morphologische Konvergenz tropischer Vegetationsformen verschiedener Kontinente durch die weit divergierende Artenausrüstung verschleiert wird. So wird, um der Spannung zwischen den ererbten Fähigkeiten der Pflanzen und den Faktoren, denen sie ausgesetzt sind, den rechten Stellenwert zu geben, die *Diversität* der tropischen Vegetation als entscheidendes biologisches Merkmal gewertet. Damit ergibt sich auch die Möglichkeit, die weit



Volkmar Vareschi

Vegetationsökologie der Tropen

Phytologie
Klassische und moderne Botanik
in Einzeldarstellungen

Vegetations-ökologie der Tropen

Prof. Dr. Volkmar Vareschi

Ordinarius emer. Universidad Central Caracas

161 Abbildungen
und 8 Farbtafeln



Verlag Eugen Ulmer Stuttgart

CIP-Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek

Vareschi, Volkmar:
Vegetationsökologie der Tropen / Volkmar Vareschi.
– Stuttgart : Ulmer, 1980.
(Phytologie)
ISBN 3-8001-3423-3

Gerokstraße 19, Stuttgart
Printed in Germany
Einbandgestaltung: A. Krugmann, Stuttgart
Satz: Bauer & Bökeler, Denkendorf
Druck: Offsetdruckerei Karl Grammlich, Pliezhausen

Vorwort

Prof. Dr. Walter Larcher gewidmet

Die Spannung zwischen den ererbten Fähigkeiten der Pflanzen und den Faktoren, denen sie ausgesetzt sind, ist das zentrale Thema jeder Vegetationsökologie. Dabei stehen der Betrachtung grundsätzlich zwei Gesichtswinkel offen:

1. Die Umwelt bündig zu fixieren und die Pflanzendecke in ein Koordinatensystem von Meßdaten einzuspannen.
2. Die Pflanzendecke selbst in den Vordergrund zu stellen und aus den Ergebnissen der Feldforschung Rückschlüsse auf ihre Umwelt zu gewinnen, auf die ihre bezeichnende Eigenart hinweist.

Die hier vorgelegte „Vegetationsökologie der Tropen" hält sich an die zweite Betrachtungsweise. Dabei ist sie ein Versprechen mit Vorbehalt: Der Autor kann versprechen, daß er möglichst viele unmittelbare Erfahrungen seiner nun dreißigjährigen Arbeit in den Tropen verwertet hat; er kann versprechen, daß das Buch ein persönliches wissenschaftliches Bekenntnis darstellt, auch dann, ja, gerade dann, wenn es sich in Widerspruch zu eingefahrenen Lehrmeinungen stellt. Und der Vorbehalt: Das Buch kann kein umfassendes Handbuch ersetzen: Es ist von vornherein als Kurzfassung gedacht. Es kann und will auch nicht die Quintessenz aller in der Literatur niedergelegten Erkenntnisse zu seinem Thema geben.
Damit ist ein vorwiegend physiognomischer Modus procedendi gegeben, der es ermöglicht, das verwirrende Gestaltphänomen der tropischen Vegetation zugleich analytisch und anschaulich zu fassen. Ich danke dem Verlag Eugen Ulmer herzlich für seine unermüdliche Hilfsbereitschaft und die Einfügung der Farbtafeln, die diesem Vorsatz den Weg bahnten. Ganz besonders möchte ich mich bei R. Ulmer, St. Volk und W. Larcher für ihre Mitarbeit bedanken.

Caracas, Sommer 1980 — Volkmar Vareschi

Inhaltsverzeichnis

Einleitung

Der Begriff „Tropen“ mag auf den ersten Blick eindeutig erscheinen; die exakten Grenzen des Tropengürtels lassen sich jedoch recht verschieden ansetzen:

Der Geodät denkt dabei an das Gebiet zwischen den Wendekreisen, der Klimatologe – mit ALEXANDER VON HUMBOLDT (1807) – an die Zonen der Tagundnachtgleiche, der Pflanzengeograph an das Verbreitungsgebiet der Palmen und der geographisch orientierte Ökologe – mit TROLL (1952) – an jene Erdräume, in denen die klimatische Wirkung der Tageszeiten die der Jahreszeiten bei weitem übertrifft. Schließlich deutet der systematische Botaniker das Großareal der pantropischen Flora als eigenes Florenreich, das sich biologisch abgrenzen läßt.

Auf welchen Wegen auch immer eine Abgrenzung der Tropen versucht wird: Es wird sich stets um Sachverhalte der Annäherung, um Gradienten also, handeln, innerhalb derer man sich dann für einen bestimmten Grenzwert entscheiden muß.

Unser Grundsatz ist, die Pflanze selbst zum Ausgangspunkt solcher Entscheidungen zu nehmen; folglich werden die Tropen nach der hohen assimilatorischen Leistung der Landpflanzen gekennzeichnet. Der Grenzwert wird dort angenommen, wo die assimilatorische Leistung 600 g pro Quadratmeter Fläche und Jahr übersteigt. Das damit begrenzte Gebiet ist in Abb. 1 nach LIETH (1972) angegeben. Es deckt sich weitgehend mit dem Verbreitungsareal der tropischen Regenwälder schließt aber je nach den lokalen Faktorenschwankungen auch Pflanzendecken mit weit geringerer Nettoproduktion ein.

Die Karte zeigt drei tropische Hauptzonen: die amerikanische, die afrikanische und die asiatisch-australische. Sie erschöpfend zu behandeln, ist in dem gesetzten Rahmen nicht möglich, *es kommt vielmehr auf repräsentative Kerngebiete an*, die



Abb. 1. Der Tropengürtel als Ort optimaler Kohlenstoffbindung durch die Landpflanzen (über 600 g/m^2/Jahr).

der Verfasser nicht nur aus der Literatur, sondern vor allem als eigenes Arbeitsfeld erfahren durfte. Aus diesen Kerngebieten stammen die behandelten Vegetationsausschnitte, die jene Gesetzmäßigkeiten, die ins Allgemeine zielen, als Einzelfall zu belegen haben. Auch eine angemessene Beschränkung methodischer Art mußte durchgeführt werden: Die physiologisch-ökologische Arbeitsrichtung folgt in ihren extremen Richtungen der Heuristik jener Molekularbiologen, die bestrebt sind, Biologie möglichst als angewandte Physik und Chemie zu betreiben. Durch Experimente, durch Aufstellung von Modellvorstellungen, durch Glashaus- und Phytotronkulturen wird dieses Ziel mit Aussicht auf Erfolg angestrebt. Es ist allerdings dabei festzuhalten, daß es sich auch hier immer nur um asymptotische Annäherungen handeln kann. Schon deshalb, weil die Wissenschaft vom Leben *spezifische* Fragestellungen herausstellen muß, die der anorganischen Welt grundsätzlich fremd sind: *So ist die Behandlung der tropischen Pflanzendecke nach ihrem Kausalnexus zu Physik und Chemie zwar möglich und sogar notwendig – aber sie ist nicht ausreichend*:

- Sie kann nicht ausreichend sein, weil sie weder die teleonomischen, noch die historischen und auch nicht die organisatorischen Blickwinkel biologischer Sicht freistellt.
- Sie kann nicht ausreichend sein, weil das Leben wenigstens zeitweise dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik widerspricht, nach dem abgeschlossene physikalische Systeme immer einem Maximum an Entropie – und damit der Unordnung – zustreben, während Organismen wohlgeordnete Systeme bilden, die dazu ausreichen, sich selbst so lange am Leben zu erhalten, bis das Fortleben der Art durch Fortpflanzung gesichert ist. Teleonomie ist damit „Leistung nach dem Ziel hin, die Art zu erhalten" (OSCHE 1975).
- Sie kann nicht ausreichend sein, weil die physikalisch-chemischen Faktoren nichts über die Geschichte der Lebewesen aussagen können: die Pflanze als historische Gestalt, als Abkömmling jahrmillionenalter Ahnenreihen kann von der essentiell ahistorischen Physik und Chemie her nicht „erklärt" werden. Gravitation und Magnetismus sind geschichtslos, sind quantitativ faßbar: Der Same einer Palme hat eine lange Geschichte und qualitative Eigenschaften.

Eine Behandlung der tropischen Pflanzendecke ist somit ohne spezifisch biologische Problematik nicht möglich. Zu dieser Problematik gehört in erster Linie die vergleichend-physiognomische Orientierung: Erst wenn sich die tropischen Ökosysteme untereinander und gegen die extratropischen qualitativ abheben, dürfen wir hoffen, sie richtig zu sehen und zu deuten. Diese Qualitäten sind beim gegenwärtigen Stande der Forschung nur phänomenologisch faßbar und deshalb gehen wir im Folgenden – wie wir im Vorwort bereits erwähnt und hier andeutungsweise begründet haben – in erster Linie von der Pflanzendecke selbst aus. Wir machen „den Modeirrtum, auf Beschreibung zu verzichten" (LORENZ 1973) nicht mit, sondern versuchen, das Bild, das sich bei der Feldforschung ergibt, in Wort und Zeichnung unmittelbar zugänglich zu machen.

Anfang und Ziel

Die Tropen bergen noch heute große Gebiete, die botanisch nicht so gut durchforscht sind wie die gemäßigten Zonen. Dabei liegen die ersten Ansätze zu einer tropischen Botanik über zweitausend Jahre zurück.

Durch den Alexanderzug nach Südasien wurde im alten Griechenland der Reis, die Banane, die Tamarinde und die Mangrove (sogar zwei Arten: *Rhizophora stylosa* und *Avicennia officinalis*) bekannt. Zu den Nachrichten über die Feldbeobachtungen der Eroberer kam dann die erstaunliche Bearbeitung des THEOPHRASTOS VON ERESOS: „Historia plantarum et causis plantarum“ (ca. 300 v. Chr. Neudruck 1854). Daß es sich dabei nicht nur um eine trockene Aufzählung der Funde, sondern um vielseitige wissenschaftliche Beobachtungen handelte, zeigt der Absatz über *Ficus bengalensis*, den Banyan-Baum:



Abb. 2. *Ficus bengalensis*; Riesenbaum des botanischen Gartens in Kalkutta. Das Bild erfaßt etwa 30 von den 600 in Sekundärstämme umgewandelten Luftwurzeln.

„Im Stromgebiet des Indus sind Feigenbäume, die aus ihren Ästen die Wurzeln jedes Jahr niedersenken. Diese wachsen aber nicht aus den jungen, sondern aus den vorjährigen oder noch älteren Zweigen. Sie verbinden sich untereinander rings um den Baum und mit der Erde in einer Weise, daß er wie ein Zelt wird, wo man zu verweilen pflegt. Die Wurzeln wachsen deutlich von den Ästen her, sie sind weißlich, rauh, geschlängelt und blattlos. Oben ist ein dichtes Blätterdach und der ganze Baum ist ringsum rund und von gewaltiger Größe, denn er bietet Schatten über 370 m weit (im Original: ‚zwei Stadien weit'). Die Dicke des Stammes beträgt bei einigen mehr als 60, bei vielen aber 40 Schritte im Umfang. Die Frucht ist äußerst klein, so groß wie eine Kichererbse und ähnlich der Feige, deshalb nennen ihn die Griechen Feigenbaum ..."

Auch ein moderner Morphologe erkennt im Zweifelsfalle einen langgestreckten Sproß als Wurzel an seiner Blattlosigkeit; auch ein moderner Systematiker bringt bei so wenig ähnlichen Pflanzen, wie es die Mittelmeerfeige mit ihren derb-krautigen, handförmigen, rauhhaarigen Blättern und der bengalische Riesenbaum mit seinen glatten Lederblättern von ovalem Umriß sind, beide Arten im selben Genus – *Ficus* – auf Grund der ähnlichen Früchte unter; auch dem modernen Ökologen fällt die weißliche Rinde vieler Tropenbäume im Gegensatz zur meist bräunlichen der Bäume der gemäßigten Zonen auf. Ohne Zweifel gehört der im Botanischen Garten von Kalkutta stehende riesenhafte Banyan-Baum zur selben Art, wie jener, den die alten Griechen beschrieben haben. Er ist als Beispiel tropischer Wuchskraft wirklich sehenswert (Abb. 2). Als ich ihn 1965 besuchte, bildete er einen ganzen Wald für sich allein, der aus etwa 60 in Sekundärstämme umgewandelten Luftwurzeln und dem fast völlig zerstörten Hauptstamm bestand. Der Umfang war damals 310 m (Kronenraum), das Alter aber nur 199 Jahre.

Die Entdeckungen der Griechen wurden im Mittelalter kaum weiter ausgebaut. Dafür haben sich die Maler des 15. und 16. Jahrhunderts lange, ehe sich die Wissenschaft mit südlichen Pflanzen befaßte, tropischer und subtropischer Pflanzen angenommen. Sie wollten durch sie das Fremdartige altklassischer oder altbiblischer Landschaften charakterisieren.

Ein Beispiel gibt DÜRERS „Flucht nach Ägypten" (Abb. 3, ca. 1503). Hier ist zum erstenmal in der Kunstgeschichte ein Wald nicht durch nebeneinandergestellte Einzelbäume wiedergegeben, sondern „der Eindruck eines geschlossenen Waldes" (WÖLFFLIN 1943). Um anzudeuten, daß es sich nicht um einen deutschen, sondern um einen exotischen Waldraum handelt, begrenzt das Bild links eine Dattelpalme, rechts ein Drachenbaum (*Dracaena draco*), der damals der Wissenschaft als botanische Species noch unbekannt war. DÜRER hat beide Pflanzen niemals selbst gesehen. Er hält sich an Vorbilder seines Lehrers MARTIN SCHONGAUER, auf den das – falsch befiederte – Palmenblatt zurückgeht. Auch andere Maler der Dürerzeit – wie z.B. der Monogrammist „ie" – haben SCHONGAUERS Palmenmodell übernommen. Es kam dabei nur auf die exotische Kulisse, nicht auf die systematische Identität an: der Drachenbaum wurde im Text sogar als „Ölbaum" bezeichnet. Über solche unbekümmerten Vertauschungen sollten wir uns nicht lustig machen: In sublimer Form kommen ähnliche Fehldeutungen auch heute noch vor. Daß etwa die ausgefallendsten Lebensformen der Tropengewächse immer wieder als solche des „Regenwaldes" hingestellt werden, obwohl sie im typischen Regenwald fehlen, gehört in dieselbe Kategorie eher emotioneller als kritischer Gedankengänge. Was an diesem Seitenblick auf die Pflanzenbegegnung des Menschen wesentlich ist, trifft die Bedeutung des Ganzheitserlebnisses, die dem modernen

Analysator der Vegetation so leicht entgeht. DÜRER war übrigens auch der erste, der 1503 eine natürliche Pflanzengesellschaft – das „Große Rasenstück" – darstellte, genau 346 Jahre früher, als die erste bewußte wissenschaftliche Formulierung des Vegetationsbegriffes durch JULES THURMANN (1849) erfolgte: „Pour connaître à fond la végétation il faut connaître la flore, mais on peut avoir étudié la flore sans s'être rendu un compte exacte et complet de la végétation."

Die Tatsache, daß hier – wie so oft – das künstlerische Erlebnis der wissenschaftlichen Erkenntnis um Jahrhunderte voraus war, mahnt uns an die Bedeutung physiognomischer Rahmensicht, bei aller analytischen Bemühung!

Die Begegnung mittelalterlicher Reisender mit den Tropen hatte vor allem wirtschaftliche Absichten einzuleiten. Daneben wollte der Reisende durch Berichte über seltsame und für Europa ungewohnte Pflanzenerscheinungen imponieren. Ein bezeichnendes Beispiel gibt die Tagebuchnotiz des CHRISTOPH KOLUMBUS von seiner ersten Amerikareise: „... und ich sah viele Bäume, die von den unseren sehr verschieden waren, und einige von ihnen hatten ganz verschiedene Äste, die alle vom selben Stamm ausgingen, und ein Ast war anders als der andere, und so ungleich, daß es zum größten Wunder gehört, zu sehen, wie verschieden die Äste waren." (VARESCHI und PANNIER 1953) Hinter diesem Bericht steht die Beobachtung tropischer Loranthaceen auf Trinidad, die als Semiparasiten manchmal die



Abb. 3. Südliche Vegetation, dargestellt 1503 (ALBRECHT DÜRER „Flucht nach Ägypten").

Laubkronen großer Bäume durchwuchern. Zu einer wissenschaftlich ergiebigen Reiseschilderung gehört eben doch eine von vorneherein objektive Einstellung zur Natur.

Erst im 18. und angehenden 19. Jahrhundert kommt es zu großen Forschungsreisen, welche die Erkundung der Flora tropischer Länder zum Ziel hatten. 1703 erschien C. PLUMIERS Werk über die Pflanzen von Westindien, 1755 veröffentlichte J. BURMANN die von G. E. RUMPF in Holländisch-Indien gesammelten Pflanzen. Die Schüler LINNÉS, die der große Schwede mit Forschungsreisen in die damals noch so gefährlichen Tropen beauftragte, brachten weitere Fortschritte – allerdings oft unter Aufopferung des eigenen Lebens. JOHANN BARTSCH starb in Surinam, CHRISTOPHER TERNSTROEM auf einer Insel im Chinesischen Meer, FREDERIK HASSELQUIST in Smyrna und PEER LOEFFLING in Venezuela. Vielleicht geben die Namen von Pflanzengattungen, die LINNÉ nach seinen toten Schülern benannte, einen Hinweis, wie tief diese Verluste den Mentor ihrer Reisen trafen. Die dunkle „Linnésche Trauerblume“ *Bartsia*, die in tropischen und extratropischen Gebirgen lebt, gibt ein Beispiel dieser damals wie heute geübten Form von Pietät.

Der erste, der bewußt das lehrte und zusammenfaßte, was wir heute „ökologische Botanik“ nennen, war WILLDENOW, der in seinem „Grundriss der Kräuterkunde“ (1792) unter der Kapitelüberschrift „Geschichte der Pflanzen“ das Verhältnis der Umwelt zur Pflanze behandelte. Das Wort „Ökologie“ wurde erst 74 Jahre später von E. HAECKEL eingeführt und in unserem Sinne definiert. HAECKEL war wie viele seiner Zeitgenossen begeisterter Anhänger DARWINS. Auch E. STAHL, der erste, der ökologische Probleme experimentell anging, gehörte zu den „Darwinisten“. Kennzeichnend für diese Wissenschaftler-Generation war der Trend zur Teleologie, zur Setzung der Zweckmäßigkeit als oberstes Prinzip der Biologie. Unter Führung von K. GOEBEL (1920) kam dann der Rückschlag: Die Vielfalt der Formen wurde als zunächst zwecklos postuliert. Erst wenn dabei zufällig ein Selektionsvorteil entstand, konnte ein – meist von den Forschern überschätzter und oft unbeweisbarer Vorteil für die Pflanze in Frage kommen. Wir werden diesem Problem noch mehrmals begegnen.

Der letzte geschichtlich bedeutsame Aufschwung der Tropenbotanik geht auf HUMBOLDTS „Reise in die Aequinoctialgegenden der Neuen Welt“ (ursprünglich französisch 1805-1834, deutsche Fassung 1861) zurück. Auch seine „Ideen zu einer Geographie der Pflanzen“ (1807) und die „Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse“ (1806) waren bahnbrechend und sind es bis heute. Auf HUMBOLDT fußen damit auch berühmte Standardwerke der Folgezeit, wie die erste Pflanzengeographie im modernen Sinne von MEYEN (1836), die „ökologische Pflanzengeographie“ von E. WARMING (1896), (dänische Erstausgabe unter dem Titel „Plantesamfund“ 1895) und SCHIMPERS „Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage“ (1896). Man kann sogar ohne Vorbehalt sagen, daß auch alle späteren, ja sogar die heute lebenden Ökologen, soweit sie sich mit den Tropen befassen, vom Humboldtschen Erbe ausgehen, ganz gleichgültig, ob sie von der Botanik, der Geographie oder der Forstwirtschaft herkommen. Unter den zeitgenössischen Forschern, von denen ich nur wenige nennen kann, möchte ich diejenigen erwähnen, welche durch ihre Werke und durch persönlichen Kontakt an diesem Buch teilhaben: Es sind dies die Botaniker H. WALTER, H. ELLENBERG, R. FOSSBERG, die Physiologen O. STOCKER und O. LANGE, die Geographen C. TROLL und J. SCHMITTHÜSEN und die Forstbotaniker H. LAMPRECHT und P. RICHARDS (siehe

im Literaturverzeichnis). Ihnen und den vielen andern hier nicht erwähnten Kollegen danke ich. Vor allem ist die Dankbarkeit meinen venezolanischen Kollegen gegenüber mir ein lebendiges Bedürfnis: Ich denke da vor allem an T. LASSER, der meiner Arbeit seit meiner Einwanderung immer größtes Verständnis entgegenbrachte; J. STEYERMARK, E. FOLDATS, L. ARISTEGUIETA und L. DE FEBRES bin ich für die in den Tropen so unentbehrliche systematische Hilfestellung verpflichtet. I. ROTH stand mir als Morphologin bei, und besonders danke ich auch meinen ehemaligen Schülern, die heute als Kollegen in meinem engeren Fachgebiet der Tropenökologie Pionierarbeit leisten und sich unmittelbar meiner eigenen Arbeitsrichtung anschlossen – darunter in erster Linie O. HUBER – ihnen rufe ich ein dankbares „vivant sequentes" zu.

Eine Übersicht über das von älteren und neueren Forschern ermittelte Wissen zum Thema „Tropische Vegetationsökologie" kann keinen einheitlichen und geschlossenen Abriß ergeben. Die Mahnung, „daß man durch wissenschaftliche Tätigkeit immer auch schon eine Art philosophischer Weltbetrachtung entwickelt" (RUSSELL 1959), gilt ganz besonders für die verschiedenen wissenschaftlichen Verfahren. Es kommt immer wieder vor, daß eine bestimmte Methodik für einen bestimmten Forschungsgegenstand entwickelt wurde und dann auch zur Behandlung eines anderen, wenn auch verwandten Forschungsgegenstandes verwendet wird. So wurden die Arbeitsweisen zum Studium der Vegetation der gemäßigten Breiten in eben diesen Breiten entwickelt, müssen aber für äquatornahe Zonen nicht immer hinreichen.

In Europa und Nordamerika richtet sich die beobachtende Energie auf Ökosysteme, die kaum mehr an die ursprüngliche Biosphäre erinnern. Dort ist das Anliegen in erster Linie, diese sekundären Systeme genau zu analysieren und damit die Voraussetzungen zu schaffen, um regulativ eingreifen zu können. Bei diesem Eingriff – nach Verfahren der angewandten Wissenschaften – geht es darum, das Problem, Technosphäre und Biosphäre so aufeinander abzustimmen, daß ein Überleben des Menschen in den nächsten Jahrhunderten und eine halbwegs erfreuliche Lebensqualität zu erhoffen bleibt. Die Aufgabe, den endgültigen Verfall seiner Umwelt noch abzufangen, erweist sich dabei als derart vielschichtig, daß der „weise Ökologe" dieser gemäßigten Breiten kybernetische Verfahren einsetzen muß.

Die Ziele der Tropenbotanik sind dagegen ganz anderer Natur: In Äquatornähe ist die Urlandschaft oft landweit ausgedehnt, die sekundäre oft eng begrenzt. Die Geschichte der Eroberung, Kolonisierung, der Befreiung und zuletzt der Selbstbestimmung umfaßt hier nur wenige Jahrhunderte. Zwar hat der Mensch die Umwelt auch hier mancherorts völlig verwandelt, ja sogar stellenweise stärker technisiert als in Europa. Aber diese Inseln der Intensivzivilisation sind häufig von derselben Größenordnung wie die Naturschutzinseln in Europa im Verhältnis zur dortigen technisierten Raublandschaft.

Zur Veranschaulichung der Verhältnisse in Äquatornähe, ein Blick auf Venezuela – das ich auch im Folgenden immer wieder als Beispiel heranziehen möchte, weil ich seit dreißig Jahren das Land zu allen Jahreszeiten und bis in die entferntesten Winkel durchforschen durfte. Venezuela besteht aus 23 Verwaltungsprovinzen, die amtlich als „Staat", „Territorium" oder „Distrikt" bezeichnet werden. Am dichtesten bevölkert und am intensivsten technisiert ist der „Distrito Federal" im Norden des Landes, am reichsten an unberührter Naturlandschaft ist das „Terri-

torio Amazonas“ im Süden. Hier leben auf einem Quadratkilometer – wenn man von den drei Kleinstädten, die es dort gibt, absieht – nur 0,03 Einwohner. Im Distrito Federal dagegen – wenn man von seinem Anteil an der Hauptstadt Caracas absieht – auf dem Quadratkilometer 562 Einwohner (MARRERO 1964). Zwischen Norden und Süden also eine bevölkerungspolitische Spannung des über 15 000fachen! In Brasilien, Ecuador, Kolumbien und einigen mittelamerikanischen, afrikanischen und südasiatischen Ländern gibt es ganz ähnliche Spannungsfelder. Die Ziele einer zeitgemäßen Tropenökologie können nur dann richtig postuliert werden, wenn man die Existenz solcher Spannungsfelder nicht aus den Augen verliert. Auch muß man dabei über das engere Fachgebiet der Vegetationskunde hinaus die ökologische Krise unserer Zeit als globale Erscheinung in Rechnung stellen.

Die Vorwegnahme solcher Perspektiven darf nicht dazu führen, in der Vegetationsökologie eine angewandte Wissenschaft zu sehen. Im Gegenteil, es ist notwendig, unmißverständlich festzustellen, daß die Vegetationsökologie trotz ihrer Auswertungsmöglichkeit in Wirtschaft und Politik keine angewandte, sondern eine Grundlagenwissenschaft ist und bleiben muß. Sie hat Fakten festzustellen ohne Rücksicht auf Gefallen oder Mißfallen derer, die diese Fakten auszuwerten haben. Zu diesen Fakten gehören außer der Vegetation selbst und ihren Eigenschaften auch die Einflüsse der Tiere und des Menschen und die Registrierung der Folgen solcher Einflußnahme. Wo immer auch nur einer der biologisch wichtigen Faktoren verändert wird, treten in den komplexen Ökosystemen Reaktionen auf, die der Ökologe beobachten und – womöglich – auch vorhersehen sollte.

Eine Überlegung dieser Art wäre zum Beispiel die Frage, was geschähe, wenn das größte, geschlossene Waldgebiet der Erde, das des Amazonas und Orinoco – von HUMBOLDT im Begriff der „Hyläa“ zusammengefaßt – abgeholzt würde. Rodungen dieser Größenordnung sind angesichts der Bevölkerungszunahme der Erde im 21. Jahrhundert mit Sicherheit zu erwarten, wenn nicht ökologische Einsichten und Gesetze, die auf diesen Einsichten beruhen, sie verhindern. In wissenschaftlichen und populärwissenschaftlichen Zeitschriften sind die Folgen eines solchen Ausfalls pflanzlicher Regulatoren wiederholt behandelt worden. Bald wurden sie als tödliche Gefahr hingestellt, bald bagatellisiert. Angesichts des Sauerstoffverbrauchs unserer Verbrennungsmaschinen könnte der Ausfall von rund 6 Millionen Quadratkilometer Waldlandes allerdings unabsehbare Folgen haben. Andererseits nehmen die neuerdings ebenso berühmten wie berüchtigten Hochrechnungen der Futurologen den Sauerstoffhaushalt der Erde als für Jahrhunderte gesichert an. Journalistische Feldzüge können auf das Problem wohl aufmerksam machen, lösen kann es aber nur eine gewissenhafte Hyläaforschung; eine Forschung, die noch immer in den ersten Anfängen steckt . . .

Die Aussicht, solche Probleme richtig zu sehen und zu lösen, ist um so größer, je einwandfreier die Fakten sind, welche die Ökologie als Grundlagenwissenschaft liefert. Die ökologische Arbeit beginnt aber immer und überall mit der Feldforschung. In erster Linie kommt es dabei auf jene Erscheinungen an, die phänomenologisch faßbar sind. Dazu gehören vor allem die strukturellen Eigenschaften der Vegetation, ihre mengenmäßige Aufschließung und leistungsmäßige Einschätzung. Solche Einsichten sind wichtiger als die eingehendsten taxonomischen Listen. Die Pflanzendecke besteht ja nicht aus einer Ansammlung von abstrakten Einheiten der Systematik, sondern aus pflanzlichen Individuen, deren Rolle im Naturhaushalt von ihrer Gestalt und Menge abzulesen ist. Die Liste von rund 1100 lateinischen Pflanzennamen eines tropischen Optimalwaldes sagt nur wenigen Fachleuten etwas, und auch diesen nur, wenn sie auf eben diesen Wald spe-

zialisiert sind. Solche esoterische Wissenschaft für Wissenschaftler ist oft unbedingt notwendig, aber sicher nicht bei allen und sicher nicht bei globalen ökologischen Fragestellungen. Vor allem dort, wo solches Luxurieren des Taxonomischen zum Selbstzweck geworden ist und als Ausdruck gelehrtenhaften Dünkels vorgebracht wird, rechne ich es zum Phänomen des „Taxonomismus". Dabei soll das Suffix „-ismus" bewußt auf eine Ideologie hindeuten und ist im streng wissenschaftlichen Sinne abwertend gemeint.

Zum selben Problemkreis wie der einseitige „Taxonomismus" gehört noch eine weitere methodische Unstimmigkeit: Die Geschichte der Vegetationskunde zeigt, daß die in höheren Breiten entwickelte „pflanzensoziologische Methodik" an der oben erwähnten, abgeleiteten, oft sekundären und relativ einfachen Vegetation entwickelt wurde – und dies mit dem Anspruch, sie in allen Teilen der Erde, auch in den Tropen, anwenden zu können. Zahllose Fehlleistungen von Vegetationsanalysen äquatornaher Pflanzendecken zeigen, daß wir mit den Methoden der gemäßigten und kalten Gebiete hier nicht mehr durchkommen und damit vor der Notwendigkeit stehen, mit Verfahren zu arbeiten, die auch der üppigsten Pflanzendecke angemessen sind.

Im Vergleich zu unseren Kenntnissen über die Vegetation der höheren Breiten sind die über die äquatorialen Gebiete noch sehr lückenhaft. Die Gründe für diese Rückständigkeit der Tropenbotanik sind folgende:

- Es war jahrhundertelang üblich, tropische Gebiete nur auf kurzen Expeditionen kennenzulernen. Ein verständlicher Umstand, wenn man an die Gefahren denkt, die früher mit einem Daueraufenthalt in den Tropen verbunden waren. Es ist aber nun unbedingt zu fordern, daß Forscher, die als ihr Arbeitsfeld die Tropen gewählt haben, nicht bloß gelegentlich hinreisen, sondern dort ihr Leben zubringen, um zu gründlichen Einsichten vorzudringen. Diese Forderung ist auch zu verantworten, denn die Sanierung der Tropen ist heute so weit fortgeschritten, daß sie als „entschärft" gelten können, während das Leben in den hochindustrialisierten Gebieten der gemäßigten Zonen durch die dort veränderte Umwelt von Jahr zu Jahr gefahrvoller wird.
- Die ungeheure Artenzahl der tropischen Optimalvegetation erschwerte von jeher die Einsicht in ihre Ökologie. Ein paar konkrete Beispiele: die beiden deutschen Republiken umfassen nach der Flora von ROTHMALER und MEUSEL (1972) 2796 kormophytische Arten. Nach vorsichtiger Schätzung dürfte Venezuela etwa 42 000 Arten beherbergen und sein Nachbarland Kolumbien, wegen seines Anteils an der pazifischen Flora, noch weit mehr. Zahlen ähnlicher Größenordnung resultieren in Ländern der asiatischen Tropen, etwa in Malaysia, Ceylon oder Insulinde.

Ganz Mitteleuropa besitzt rund 80 Arten von Farnen, Venezuela allein (VARESCHI 1971) 988! Seither hat sich die Zahl der Farnarten in diesem Land durch Neufunde auf über tausend erhöht.

Die Zahl der waldbildenden Baumarten liegt in Mitteleuropa je nach dem Gebiet zwischen 20 und 30 – in „Kunstforsten" sinkt diese Zahl bekanntlich bis auf 1! In Venezuela sind bisher 2 400 waldbildende Holzarten gezählt worden.

Den „Tropenbotaniker", der – wie es in Europa selbstverständlich ist – seine Landesflora „kennt" – gibt es nicht. Er muß sich in seiner Pflanzenkenntnis notwendig spezialisieren: Entweder auf bestimmte Sippen – meist sind es einzelne Familien oder Gattungen – oder auf

bestimmte Vegetationstypen; etwa auf die Savannen oder die Hochgebirgsvegetation. Einen wirklichen Kenner der Flora, der *Hyläa*, der Urwälder des Orinoco und Amazonas, wird es nie geben. „Teamwork" mehrerer Forscher führt nur im streng systematischen Arbeitsbereich zum Ziel. Die ökologisch umfassende Einsicht in die Ganzheit solcher Riesenpflanzengemeinschaften muß sich im einzelnen Forscher ereignen, wenn man von solcher Zielsetzung mehr als nur eine Summe von Einzeldaten erwartet. Solange die ökologische Arbeit sich nur auf der Basis einer immer lückenhaft bleibenden Artenkenntnis gründet, kann sie nur zu einem lückenhaften Verständnis führen.

- Auch die Methoden der vegetationskundlichen Hilfswissenschaften wurden vielfach nach europäischen Methoden auf tropische Gebiete angewandt. Das gilt besonders für die Bodenkunde, aber auch für die Geologie, Klimatologie und Anthropologie.
  Ein Beispiel: Es existieren Atlanten der Bodenfarben, die in Nordamerika mit dem Anspruch, für alle Gebiete der Erde einheitlich brauchbar zu sein, verlegt werden. Es zeigt sich aber, daß gerade die wichtigsten Bodenfarben der Tropen, nämlich die der extrem lateritischen Böden, fehlen.
- „In allen naturwissenschaftlichen Gruppenbegriffen ist Natur *und* Kunst" (Möbius 1877). Von der Natur lesen wir die Tatsachen ab. Die künstlich geschaffenen Kategorien, ohne die keine Wissenschaft auskommt, sind Produkte unserer abstrahierenden Denkkraft. Doch sind nicht alle Kategorien, die wir uns ausdenken, gleichwertig. Geraten zwei von ihnen in Widerstreit, so ist es zweckmäßig, mit der umfassenderen und eindeutigeren von beiden zu arbeiten.

Genau das Gegenteil geschah bei der Schaffung der ökologischen Grundbegriffe: Man ging dabei von der relativ kümmerlichen, abgeleiteten und durchaus nicht eindeutigen Vegetation der ungünstigen Breiten aus, entwickelte an ihr den pflanzensoziologischen Begriffsapparat und stempelte damit die tropische Optimalvegetation zur gleichsam exzentrischen Ausnahme. Diese Einstellung der meisten Pflanzenökologen ist geschichtlich bestimmt und damit eingefahren. Es ist jedoch in vielen Fällen zweckmäßig, die Normen dort zu setzen, wo die Natur selbst eindeutige, feste Punkte anbietet. Der Vergleich mit der Wärmebeurteilung nach den Fixpunkten Gefrier- und Siedetemperatur des Wassers zeigt, was gemeint ist. Mutatis mutandis würde das für uns etwa bedeuten, eine Abstufung der Vegetationstypen so vorzunehmen, daß den ersten Kardinalpunkt die üppigste tropische Optimalvegetation bildet. Von ihr hat alle analytische Arbeit auszugehen. Den zweiten Kardinalpunkt einer solchen Abstufung würden dann die pessimalen Vegetationstypen mit nur einer Art bzw. nur einer Lebensform bilden. Zwischen diesen beiden Grenzfällen liegt die lange Reihe aller Vegetationstypen der Erde. Innerhalb dieser Reihe bekommt damit jeder Typ einen ganz bestimmten Stufenwert. Eine derartige Betrachtungsweise wird einerseits von den Tropen ausgehen, andererseits von den Kälte- und Wärmewüsten und schließt damit alle Gradienten, die zwischen diesen Extremen liegen, notwendig ein. Damit haben dann die Pflanzendekken jeder beliebigen geographischen Breite jenen Stellenwert, der ihnen im Gesamtbild der Vegetation der Erde zusteht.

Das Ziel unserer ökologischen Bemühung ist damit in großen Zügen umrissen – noch nicht jedoch der Weg, es zu erreichen.

Zwischen dem befundgetreuen, phänomenologischen Erfassen eines Vegetationstypus und seiner Umwelt als kausaler Kraft steht immer die theoretische Aus-

sage, daß jene durch diese bedingt sei. Es ist jedoch für unsere Fragestellung nicht zu empfehlen, diese theoretische Überlegung an den Anfang zu stellen.

Etwa in Form einer Aussage: „Weil das Temperaturmaximum hier 48 °C ist, gedeiht nur eine kümmerliche Savanne." Das kann durchaus stimmen. Es ist aber auch möglich, daß dieses hohe Maximum gar nicht entscheidend ist, sondern als begrenzende Faktoren etwa Wassermangel oder Bodenversalzung wichtiger sind.

Es erscheint mir daher günstiger, zunächst den anschaulichen Befund in freier Natur ohne kausale Durchleuchtung zu fixieren und erst, wenn dies ausreichend gelungen ist, nach der Theorie ihrer kausalen Bedingtheit zu suchen. Das ist m.E. einer der entscheidendsten Unterschiede zwischen einer phänomenologischen Ökologie und der Ökophysiologie.

Um einen bestimmten Ausschnitt der Pflanzendecke phänomenologisch faßbar zu machen, müssen unter den unzähligen Merkmalen, die sich am Standort der Anschauung stellen, jene ausgewählt werden, die für ein brauchbares Vegetationskonzept am ergiebigsten sind. Dabei bietet die Pflanzendecke zwei große Merkmalsgruppen an: Elementare und gemeinschaftliche.

Elementar sind Merkmale, welche die Einzelpflanze charakterisieren. Dabei kann es sich um die individuelle Gestalt der Pflanze als Ganzes handeln – man spricht dann von Merkmalen des *Bionten* – oder um die Gestalt eines bestimmten Organes, das bei vielen Pflanzenindividuen ähnlich vorkommen kann – den Merkmalen der *Morphonten*. Beide Begriffe wurden schon von Haeckel (1913) formuliert. *Bionten* und *Morphonten* ergeben morphologisch und zum Teil auch mathematisch faßbare Werte, die einen statistischen Vergleich verschiedener tropischer Wuchsformen untereinander und mit extratropischen Wuchsformen möglich machen.

Ebenso unentbehrlich für die Erfassung der tropischen Vegetation als gestalthafter Ganzheit sind ihre gemeinschaftlichen Merkmale: Wo immer Pflanzen innerhalb einer begrenzten Umwelt zusammenleben, hat man es mit *Pflanzengruppierungen* zu tun. Es kann sich dabei um ein zufälliges Nebeneinander, um echte Pflanzengemeinschaften – Pflanzengesellschaften im Sinne Braun-Blanquets (1928 bzw. 1964) handeln, oder um Fragmente oder Rudimente solcher Gemeinschaften.

Der erste Hauptteil unserer Vegetationsökologie der Tropen behandelt demnach *Bionten*, *Morphonten* und Gemeinschaftseinheiten; der zweite ist der speziellen Vegetationskunde von den Wäldern der makrothermen Stufe bis zu den Kältewüsten der Hochgebirge gewidmet. Dabei ist vor allem die Landvegetation berücksichtigt, während limnologische Probleme nur gelegentlich gestreift werden.

Eine solche *Vegetationsökologie der Tropen als Grundlagenwissenschaft* weist dann allerdings über sich selber hinaus: Durch die nächstverwandten *angewandten* Wissenschaften kann ein weites Feld erschlossen werden, in dem der Mensch die gewonnenen Einsichten benutzt, um in voller Verantwortung als Vollstrecker der irdischen Entwicklung zu handeln.

Diese Verantwortung freilich beginnt nicht erst bei der Wirtschaft und Politik – sie beginnt schon bei der biologischen Vorarbeit, die *unsere* Aufgabe ist.

1 Merkmale der tropischen Pflanzendecke

1.1 Elementare Merkmale

1.1.1 Die Einzelpflanze (Der pflanzliche Biont)

Von der Steppe bis zum Mangrovensumpf, von der Tundra bis zum Regenwald, von der Litoralvegetation bis zu der des Hochgebirges bildet die Pflanzendecke jenes erdumspannende Muster, dessen Konzept uns die Karten der Pflanzenformationen anschaulich zu machen suchen.

Diese Pflanzenformationen sind Einheiten höchsten Ranges, die solche geringeren Ranges integrieren. In absteigender Richtung etwa von der Formationsklasse über die Ordnung und den Verband zur Grundeinheit der „Pflanzensoziologie", zur Assoziation. Bei der Feldarbeit begegnen wir nicht Assoziationen, sondern nur Assoziationsindividuen oder – um einen treffenden deutschen Ausdruck zu gebrauchen: Beständen. Der Bestand besteht aus Einzelpflanzen, die somit in dieser enkaptischen Ordnung vom großen her das letzte Element darstellen.

Die Einzelpflanze, der pflanzliche Biont, ist ein Lebewesen, das durch Abstammung mit der Vergangenheit, durch Stoff- und Energiewechsel mit seiner gegenwärtigen Umwelt und durch Fortpflanzung mit der Zukunft verbunden ist. Aus dieser Definition ergibt sich von selbst, daß der Biont, je nach dem Blickwinkel, aus dem wir ihn betrachten, als Vertreter verschiedener Kategorien aufgefaßt werden muß:

Die Einzelpflanze ist Individuum, Exemplar, Komplex, Element, Wuchsform und Lebensform.

Je nach der Fragestellung, die eine Vegetationsökologie der Tropen aufwirft, muß an die Einzelpflanze als Individuum, als Exemplar etc. gedacht werden. Dabei sind für unser tropisches Arbeitsgebiet die Kategorien der Wuchs- und Lebensformen die aufschlußreichsten. Sie berühren vor allem die Probleme der idioformen und konformen Merkmale und geben damit die notwendigen Parameter für das ökologische Konzept.

Jeder Biont kann gleichzeitig alle 6 Kategorien repräsentieren. Die Einzelpflanze ist:

- Individuum, wenn man sie als Ganzheit, als Singulat auffaßt, das nicht geteilt werden kann. Allgemein gültig und anwendbar ist diese Auffassung des Bionten nicht: Jeder Steckling, jeder Ausläufer erinnert daran, daß es mit der „individuellen Unteilbarkeit" der Pflanzen nicht weit her ist. Schließlich ist nicht nur die Pflanze bis zu einem gewissen Grad Singulat, sonder auch jedes Blatt, jedes Organ, jede Zelle.
- Sie ist *Exemplar*, insofern sie als Einzelbeispiel für einen Pflanzentypus gelten soll, der sich durch gemeinsame Merkmale von allen anderen Pflanzen unterscheidet. Jede einzelne Palme ist ein Exemplar der Lebensform „Schopfbaum",

aber zugleich auch ein Exemplar der Pflanzenfamilie *Palmae* und – wenn es sich zum Beispiel um eine Kokospalme handelt – auch Exemplar der Art *Cocos nucifera.* Auch hier eine Einschränkung: Die Einzelpflanze ist nicht *nur* Exemplar in allen Integrationsstufen, sie ist zugleich auch Unikum, also bei Berücksichtigung aller ihrer Eigenschaften in der ganzen Welt einmalig und allen anderen Organismen ungleich.

- Sie ist *Komplex,* als eine ins Ganze gezwungene Mannigfaltigkeit von Organen, Geweben, Zellen und Zellorganellen. Ob dieser Komplex durch unbekannte Kräfte von innen heraus zur Selbstentwicklung gelangt ist, oder durch „Zufall und Notwendigkeit" (Monod 1972) uns als Gestalt und Leistungssystem begegnet, das zu entscheiden, ist Aufgabe der Naturphilosphie. Die Vegetationskunde nimmt den Komplex der Einzelpflanze als gegeben an.
- Sie ist *Element,* also Grundbestandteil einer Flora und eines Vegetationstypus. Als Florenelement wird die Einzelpflanze zum Exponenten eines geographisch oder klimatisch bestimmten Gebietes. Als Vegetationselement oder Charakterpflanze ist sie der bezeichnende Vertreter einer Pflanzengemeinschaft.
- Sie ist *Wuchsform;* sie erscheint uns als ganzheitliche Gestalt, die als solche durch phylogenetische und ontogenetische Prozesse entstand und von uns anschaulich erlebt wird. Die Wuchsform ist durch Merkmale gekennzeichnet, die auf dem genetischen „Code" der Pflanze beruhen. Man spricht von Organisationsmerkmalen oder, treffender noch, von *idioformen* Merkmalen. Sie sind das Ergebnis unzähliger Mutationsschritte, die ihre phylogenetischen Ahnen einmal vollzogen und dann an die Nachkommen vererbt haben. In der Wuchsform spiegelt sich der Organisationsplan, den die Pflanze ihrer Anlage nach zu erfüllen hat und der ihre Gestalt innerhalb gewisser Grenzen bestimmt – und andererseits – ebenfalls innerhalb gewisser Grenzen – doch auch Abwandlungen gestattet. Manche Pflanzenarten sind ihrer Wuchsform nach seit Millionen Jahren konstant geblieben („sie haben sich nicht weiterentwickelt"), andere vollbringen Evolutionsschritte gleichsam unter unseren Augen. Die Umwelt freilich hat – wenn man von quantenbiologischen Anstößen absieht – keinen direkten Einfluß auf die Bildung idioformer Merkmale, sie kann nur auswählen unter ihnen, wenn sie bereits gegeben sind.

Aus dem Angebot idioformer Merkmale werden die einzelnen konformen selektioniert. Es bleibt dabei immer ein Rest von Merkmalen, die weder nützlich noch schädlich sind. Solche umweltneutralen Merkmale nennen wir – in Übertragung eines Ausdrucks, den die Griechen – aber auch Melanchthon und Fichte handhabten – *Adiaphora.*

Adiaphora können sehr augenfällig sein, sie können das Resultat hartnäckiger orthogenetischer Entwicklung durch ganze Erdzeitalter hindurch und doch ökologisch belanglos geblieben sein.

Freilich enthält die Entscheidung, ob ein Merkmal adaptiven und konformen, oder aber adiophorischen Charakter hat, ob es als zweckmäßig oder als „müßig" anzusprechen ist, immer ein synthetisches Urteil, das nach Kant richtig oder falsch sein kann und in jedem Fall ökologisches Fingerspitzengefühl und Erfahrung – vor allem im Feld – voraussetzt. Bei allem Vorbehalt gegen teleologische oder adiophorische Behauptungen: Verzichten kann der Ökologe auf sie nicht, wenn er über die bloße Beschreibung hinaus zur Deutung, zum kausalen Verständnis seiner Forschungsobjekte fortschreiten will.

- Sie ist schließlich *Lebensform*, also Gestalt, die unter den ambientalen Gegebenheiten ihres Standortes lebensfähig ist. Merkmale, die als idioforme Bildungen entstanden sind, werden zu konformen Merkmalen, sobald sie sich dem Selektionsdruck der Umgebung gegenüber als nützlich oder gar als lebenswichtig erweisen. Theoretisch ist somit der Unterschied zwischen Wuchs- und Lebensform, zwischen idioformen und konformen Merkmalen eindeutig. Ob jedoch in einem konkreten Fall eine Gestalt als Wuchsform oder als Lebensform gedeutet wird, das zu entscheiden, beruht immer auf einem subjektiven Urteil, dessen Richtigkeit von der Schärfe der Beobachtung und der Intensität der Deutung durch den jeweiligen Forscher abhängt.

Die alte Definition der Lebensform von WARMING (1895) gilt noch heute: „Jede Art muß im äußeren und inneren Bau sowie in ihren Lebenserscheinungen in Einklang mit den Umweltbedingungen stehen." Wenn etwa eine Pflanze Rollblätter hat, so besitzt sie damit zunächst einmal nur ein idioformes Merkmal. Ob wir es zugleich als konformes Merkmal ansprechen, hängt von uns ab. Konform wozu? Zur Umwelt offensichtlich! Ist die Umwelt sehr feucht, so kann das Rollblatt als Schutz der Stomata vor Vernässung betrachtet werden; ist sie durch extrem starke Winde gekennzeichnet, so kann das Rollblatt gegen mechanische Verletzungen der Blattfläche absichern; handelt es sich um extrem heiß-trockene Verhältnisse, so darf man an eine Schutzeinrichtung gegen übermäßige Transpiration denken. – Wie aber, wenn das Rollblatt, das ja in jedem Falle zum genetischen Code der Pflanzenart gehört, weder nützlich noch schädlich wäre, sondern einfach nur als Organisationsmerkmal auftreten würde? Es ist dies *die* Möglichkeit, die von teleologisch eingestellten Forschern immer wieder übersehen wird und zugleich *die, welche gerade für das Verständnis der Tropenvegetation von ausschlaggebender Wichtigkeit ist.*

Etwas weniger groß wird die Unsicherheit, wenn wir statt der Einzelpflanze ganze Pflanzengemeinschaften analysieren: Wenn an einem bestimmten Lebensort die konformen Merkmale vieler Arten *gleichsinnig* auftreten, wird die Wahrscheinlichkeit immer stichhaltiger, daß diese Merkmale tatsächlich eine durch die Umwelt „gesiebte" Lebensform kennzeichnen. Hier begegnen wir zum erstenmal der statistischen Einschätzung, die uns ermöglicht, den Wahrscheinlichkeitsgrad einer ökologischen Beurteilung zu bestimmen, ohne dabei das prinzipiell Unumstößliche einer hundertprozentigen Sicherheit vorauszusetzen.

Denkt man an die sprichwörtliche Üppigkeit und Vielfalt der tropischen Pflanzendecke, so sollte man erwarten können, daß die Merkmale, die sie charakterisieren, offen zu Tage lägen: Da ist etwa der nach oben zu aufgelockerte Umriß der meisten tropischen Waldtypen; da ist das verwirrende Zusammenleben von Baum, Liane, Epiphyt und Parasit; da ist die Dichte des „Dschungels" und die Weite der Savanne, der leuchtende Blütenflor der tropischen Hochgebirge und die finstere Glut tropischer Sümpfe. Nun – dies alles sind augenfällige Merkmale nicht von Einzelpflanzen, sondern vom „Kollektiv" der tropischen Vegetation. Es ist ebenso paradox wie wahr, daß es *kein einziges durchgehendes Merkmal* gibt, das die tropische Einzelpflanze von der extratropischen grundsätzlich unterscheidet. Hier manifestiert sich der genetische Zusammenhang aller Gewächse der Erde: Immer wieder begegnet man der Verwirklichung derselben Möglichkeiten der Form, die im Erbgut aller höheren Pflanzen verankert sind: Baum, Strauch, Blatt, Winde und Ranke, Dorn und Haar, bis zur extremen Sukkulenz reduzierte Oberflächen und solche, die durch Faltung und immer feinere Verteilung enorm vergrößert sind; man begegnet den kompliziertesten sogenannten Anpassungen bis zum hochspezialisierten „Apparat" der „karnivoren" Pflanzen. Das alles gibt es in den tropischen Zonen genauso wie in den gemäßigten. Überall setzt die Pflanze

dieselben idioformen Merkmale der Selektion ein, überall selektiert die Umwelt aus verschiedenen Ursachen in beiden Zonen ähnliche konforme Merkmale! (Das auf Seite 89 erwähnte Rollblatt ist nur ein Beispiel unter vielen!)

Wie kommt dann aber angesichts dieser Uniformität der Anlagen der große Unterschied zustande, der die Vegetationsbilder beider Zonen charakterisiert?

Er kommt dadurch zustande, daß in den *ungünstigeren* Zonen gewisse konforme Merkmale gehäuft auftreten und zahllose idioforme Merkmale samt ihren Trägern ausgemerzt werden. Die Formen der Pflanzen konvergieren gleichsinnig, so daß Vegetationsbilder einseitiger Art geprägt werden. In Zonen mit *optimaler* Umwelt dagegen haben die idioformen Merkmale freieres Spiel. So strenge Auslesefaktoren wie Frost und Schneedecke fallen fort, so daß die ihnen „antwortenden" konformen Merkmale nicht besonders begünstigt werden. *So kommt es zu einer geringen Formenkonvergenz und zu freierer Entfaltung der idioformen Züge. – Und damit zu dem enormen Formenreichtum der Tropen.*

Das entscheidende Merkmal der Tropenpflanzen ist also kein gemeinsames Kennzeichen, sondern das Fehlen eines solchen, so daß sich ihre große Mannigfaltigkeit zu erkennen gibt und gegen die in vielen Graden auftretende Uniformität der außertropischen Pflanzenwelt absticht.

Könnte man mit JACQUES MONOD (l.c.) die Entwicklungstendenzen der extratropischen Zonen durch sein Schlagwort „Zufall und Notwendigkeit" kennzeichnen, so müßte dieses Schlagwort für die tropischen Optimalzonen anders lauten; nämlich „Zufall und Belieben".

Dieses „Belieben" gilt natürlich nur für die *optimalen Umwelten* der Tropen. Pessimale Standorte gibt es ja nicht nur im hohen Norden, sondern auch – sogar in sehr radikaler Form – zwischen den Wendekreisen: Von den fast pflanzenlosen Moränenfeldern der Hochgebirge und den Wanderdünen und Salzfluren des Meeresstrandes bis zu den trockensten Savannen und Wüsten.

Daß dieses „Belieben" nur bildlich gemeint ist und wie es sich als Faktum der Merkmalsanalyse tropischer Pflanzen darstellt, soll im Folgenden an einigen typischen Formen von Einzelpflanzen erörtert werden.

Bäume

Der Begriff „Baum" scheint so klar, so bestimmt zu sein, daß sich eine Definition erübrigt. Und doch ist sie notwendig; vor allem gegenüber jenen, die eine bestimmte Minimalgröße (FONT-QUER 1953: 5 m; FISCHER 1953: 3 m etc.) als obligates Merkmal der Bäume betrachten; dann aber auch deshalb, weil es Grenzfälle gibt, die eine klare Entscheidung herausfordern.

Es gibt Fälle, da ein 5 m hohes Holzgewächs – wie etwa der *Pandanus* unserer Abb. 74 – als „Unterholzbuschwerk" betrachtet werden muß und Fälle, da eine 2 m hohe Birke, die eine meilenweite Zwergstrauchformation überragt – wie etwa an der polaren Baumgrenze – zweifellos als Baum gelten muß. Schließlich kann ein Holzstamm statt eines verzweigten Laubdaches einen einzigen Blattschopf tragen und muß dann ebenfalls als echter Baum gelten (vgl. VARESCHI 1966). Unsere Definition soll morphologisch eindeutig und ökologisch brauchbar sein:

Ein Baum ist eine Holzpflanze mit Stamm und Krone. Diese kann durch akroton verzweigte, laubtragende Äste oder einen Blattschopf gebildet sein. (Die Mindestgröße, um als Baum zu gelten, ist ein relatives Maß, das der Beobachter anlegt, indem er die Pflanze je nach ihrer Umgebung einschätzt.)

Die in diesem Sinne bestimmte Lebenform „Baum“ ist die tropische Pflanzenform schlechthin. Sträucher (mit basitoner Verzweigung), Stauden (mit verholzten basalen Teilen), Kräuter (nicht verholzt) sind Pflanzenformen, die vorzugsweise in extratropischen Zonen entstanden sind: Dort unterblieb durch Reduktion, Umstimmung oder völlige Einstellung der Kambiumtätigkeit die Verholzung des Stammes. Innerhalb vieler Pflanzenfamilien hat sich die Baumform als unzweckmäßig für das Leben in höheren Regionen erwiesen. Auch ist die Lebensform Baum phylogenetisch wahrscheinlich im ganzen Pflanzenreich älter als die der Kräuter und Stauden. Das ist die Quintessenz der neueren Auffassung über die Phylogenie der Angiospermen (SINNOT und BALEY 1914, ZIMMERMANN 1959, TAKHTAJAN 1973): Paläobotanische, phylogenetische, pflanzengeographische und florengeschichtliche Tatsachen stützen diese Auffassung:

- Die ältesten Vorläufer der Angiospermen (z. B. *Pteridospermae*) und die ersten Angiospermen selbst (z. B. *Magnoliaceae, Degeneriaceae, Winteraceae*) bestehen ausschließlich aus Holzpflanzen.
- Der geschlossene Holzring der Bäume bildet den ursprünglichen Typus, das in Einzelbündeln verteilte Leitsystem den abgeleiteten der Kräuter. Dem gleichmäßigen tropischen Klima entspricht das gleichmäßige Dickenwachstum der tropischen Angiospermen, rhythmisch unterbrochenes Dickenwachstum und Jahresringbildung den Angiospermen der gemäßigten und kalten Zonen.
- Dikotyle Pflanzenfamilien mit vorwiegend verholzten Sprossen haben einen primitiveren Blütenbau als Familien mit krautigen Sprossen. (Monokotyle Pflanzen verhalten sich anders: Sie sind wahrscheinlich aus krautigen Formen entstanden, die sekundär Baumformen entwickelt haben; ihre Leitbündel sind zerstreut, wie bei allen Kräutern, und am sekundären Dickenwachstum nicht beteiligt.)

Abb. 4. Vielgestaltigkeit der Lebensform „Baum“ in den Tropen; schematisch dargestellt sind die folgenden Arten und die für sie typische Stammhöhe: 1. *Shorea superba* (Borneo) 70 m, 2. *Euterpe edulis* (Venezuela) 35 m, 3. *Gyranthera caribensis* (Venezuela) 60 m, 4. *Dicksonia karsteniana* (Venezuela) 4 m, 5. *Acacia* spec. (Afrika) 4–40 m, 6. *Manganifera indica* (Indien) 8 m, 7. *Samanea saman* (Venezuela) 27 m, 8. *Curatella americana* (Südamerika bis Mexiko) 3–18 m, 9. *Ceiba pentandra* (Venezuela) 38 m, 10. *Crescentia cujete* (Puerto Rico) 6 m, 11. *Bursera simaruba* (Venezuela) 26 m, 12. *Braunia grandiceps* (mit Laubausschüttung, s. Seite 77, Venezuela) 26 m, 13. *Triplaris caracasana* (Venezuela) 18 m, 14. *Gliriscidia sepium* (Venezuela) 4 m, 15. *Caryota urens* (Asien) 20 m, 16. *Pandanus furcatus* (Java) 5 m, 17. *Salix humboldtiana* (Chile) 16 m, 18. *Alnus jorullensis* (Venezuela) 16 m, 19. *Cereus deficiens* (Venezuela) 4 m, 20. *Dracaena fragrans* (Afrika) 15 m, 21. *Trithrinax campestris* (Brasilien) 3 m, 22. *Copernicia australis* (Paraguay) 35 m, 23. *Garuga* spec. (Asien) 15 m, 24. *Ficus prinoides* (sog. Baumwürger s. Seite 42, Venezuela) 5 m, 25. *Rhizophora mangle* (Venezuela) 16 m, 26. *Yucca brevifolia* (Arizona) 7 m, 27. *Cecropia riparia* (Kolumbien) 17 m, 28. *Terminalia catappa* (Etagenbaum, Venezuela) 12 m, 29. *Jacaranda filicifolia* (junger, nach dem Licht strebender Baum; Venezuela) 12 m, 30. *Xanthorrhoea preissii* (Australien) 4 m, 31. *Adansonia* spec. (Madagaskar) 6 m, 31 a. *Vernonia* spec. (Afrika) 2 m, 32. *Lobelia rhynchopetalum* (Afrika) 15 m, 33. *Dorstenia gigas* (Afrika) 2 m, 34. *Espeletia hartwegiana* (Costarica) 4 m, 35. *Acacia spirocarpa* (Ostafrika) 8 m, 36. *Salix woodii* (Natal) 5 m, 37. *Cyathea usambarensis* (Afrika) 8 m, 38. *Aloe dichotoma* (Afrika) 8 m, 39. *Ravenala madagascariensis* (Madagaskar) 13 m, 40. *Escallonia poasana* (Costarica) 4 m, 41. *Hyphane coriacea* (Afrika) 14 m.

- Die Flora von Deutschland besitzt nur 15% Holzpflanzen, die des Amazonasgebietes dagegen 88%. Die Familie der *Violaceae* hat in Europa keine verholzten Vertreter, während 94 der *Violaceae* von Brasilien verholzte Sprosse haben. Auch die *Rubiaceae* sind in Europa nur durch krautige Pflanzen vertreten, während in Zentralafrika 81% der Rubiaceen Holzpflanzen sind.



- Vor der Eiszeit waren im borealen Europa etwa 50% Holzpflanzen verbreitet, nach der einschneidenden Periode der Glazialzeiten waren es nur mehr 12%. Zu diesen Belegen kommen noch zwei wichtige Feldbeobachtungen:

1. Der *extreme* Regenwald (s. Seite 141) besteht fast ausschließlich aus Bäumen, wenn man nur die im Boden wurzelnden Pflanzen berücksichtigt. Kräuter und Stauden kommen nur als Epiphyten in Betracht und auch dort nur in viel kleinerer Arten- und Individuenzahl als die Bäume. Einen dafür typischen Einblick gewährt das Profil durch den *Dipterocarpus*-Wald vom Mount Silam auf Borneo (Abb. 74): Alles was im Boden wurzelt, sind Bäume, von wenigen Zentimeter hohen Keimpflanzen bis zu den Riesen der *Shorea*-Arten mit ihren bis 70 m hohen Stämmen. Nur eine rohrähnliche Pandanusart kann sich auf dem Boden gegenüber der Allgegenwart der Baumform halten. Kräuter und Stauden fehlen hier vollständig.
2. Die Baumform ist nicht nur quantitativ im Tropengebiet dominierend, sie zeigt dort auch eine viel größere Mannigfaltigkeit als in den gemäßigten und kalten Zonen. Abb. 4 gibt uns eine Vorstellung dieser Vielgestaltigkeit: Es sind 42 Beispiele tropischer Baumformen aus 27 Familien dargestellt. Die Vielfalt ist augenscheinlich, jedoch damit noch nicht erschöpft: Dutzende von weiteren Formen könnten noch hinzugefügt werden.

Einige Baumformen (6, 11, 17, 18, 36) sind auch jenseits der Wendekreise anzutreffen. Dagegen fehlt in den Tropen die typische Kronenform der Fichte. Riesenbäume (1, 3) von 60 m Höhe und mehr kommen in den Subtropen ebenfalls vor, sind aber weiter polwärts immer seltener. Schirmartige Kronen (5, 7, 35) sind typisch für tropische Trockenzonen. Unter den zahlreichen Formen der Schopfbäume sind die Palmen (2, 15, 21, 22) kennzeichnend für die tropischen Tiefländer, die Rosettenstämme (32, 34, wohl auch 31a und 20) – von Cuartrecasas (1958) „Caulirossulas" genannt – typisch für tropische Hochgebirge. Bäume mit Laubausschüttung (12) und mit beblätterten Langtrieben ohne feinere Verästelung (12, 14) könnten die Unbilden der kalten Zonen nicht überstehen. Die Kronenform der Etagenbäume (27, 28) und der Blattfächerbäume (29, 39) sind im extratropischen Gebiet wegen der Wirkungen des Schneedruckes nicht lebensfähig. Tonnenstämme (31, 33) sind bei scharfen Nachtfrösten undenkbar: Die Spannungen, die dabei im Holz auftreten müßten, würden zu Sprüngen im Stammkörper führen; und sie tun das auch, wenn man solche Exoten versuchsweise im Freien in Europa überwintern läßt. Bei Baumfarnen (4, 37; 5) wären die zarten Wedel dem nordischen Klima nicht gewachsen, und sukkulente Pflanzen (19), die in den Tropen als Bäume von über 10 m Höhe auftreten können, fügen sich im extratropischen Gebiet bescheiden in die Krautschicht der Vegetation ein. Auch baumförmige Halophyten (16, 25) gibt es nur zwischen den Wendekreisen. Wo Palmen verzweigte Stämme haben (41), gehören sie nicht mehr zu den Schopfbäumen, sondern werden Bäumen mit mehreren Laubballungen der Krone (11) ähnlich. Mutatis mutandis gilt das auch für die seltsame *Yucca brevifolia*, den „Yosuatree" von Arizonas (26).

Bei jeder Tropenreise lassen sich zu diesen Beispielen noch weitere finden. Die einfache Wahrheit, die sich dabei immer wieder ergeben wird, ist die, *daß es sich bei der enormen Mannigfaltigkeit der tropischen Baumformen kaum um „Anpassungen an die Tropen" handelt, sondern vielmehr um eine Polymorphie, die dadurch*

möglich wird, daß die günstige Umwelt sehr viel mehr idioforme Gestalten „erlaubt", als die der kalten Regionen. Das Spiel der idioformen Wuchsstoffverteilung ist in den Tropen freizügiger, als im Norden oder Süden davon.

Wie bereits erwähnt, gilt diese freiere idioforme Gestaltung nur für optimale Tropenstandorte. In ungünstigen Lagen findet man – genau wie in höheren Breiten – konforme Pflanzengestalten der verschiedensten Sippen in auffallender Häufung. So können in trockenen Tropengebieten sukkulente Bäume oder solche mit dünnen Schirmkronen (5) ebenso zu Dominanten werden, wie etwa *Pinus montana* oder *Alnus viridis* in der Nähe der alpinen Waldgrenze.

Außer der Form ist auch die Leistung der Tropenbäume vielseitiger als die der Bäume in ungünstigeren Gebieten. Das ungemein schnelle Wachstum der *Jacaranda* (29) etwa, die zwei, drei kleine Blattbüschel in nur 5 Jahren 15 Meter hoch in die Kronenschicht der Konkurrenten hinaufwachsen lassen kann, um erst dann zur Bildung einer geschlossenen Laubkrone zu schreiten, ist typisch für viele Tropenbäume. Ein *Ficus nymphaeifolius*, vor genau 20 Jahren gepflanzt, hat heute eine riesige Baumkrone und einen Stammdurchmesser von 122 cm! Derartige Wuchsleistungen sind nur bei einem Klima mit ganzjähriger Vegetationszeit möglich, können dann aber auch als Selektionsvorteil gegenüber der scharfen Konkurrenz im Tropenwald gelten. Auch die Palmen heben sich durch besondere Wuchsweisen von den Bäumen der gemäßigten und kalten Zonen ab. Sie bilden zunächst



Abb. 5. Baumfarne (*Alsophila* sp.) am Rand eines Passatwaldes der Antillen (Puerto Rico).

nur grundständige Rosetten aus, sind zum Großteil echte Sonnenpflanzen, beginnen aber ihr Höhenwachstum erst nach jahrelanger Entwicklung in Bodennähe. So kommt es, daß eine auffällige Häufung von Palmen im Tropenwald nicht seinen „Urwaldcharakter" belegt, wie viele glauben, sondern im Gegenteil, den Beweis für seinen *sekundären* Charakter abgibt: Hier waren alte Pflanzungen verlassen worden! Als die Rodung sich selbst überlassen wurde und die Kronenschicht der Bäume noch nicht geschlossen war, hatten die Palmen ihre Chance (Abb. 6). Allerdings gibt es auch Palmen, die an das Innere des Urwaldes angepaßt sind, wie die Zwergpalmen (*Geonema* in den Neo-, *Licuala* in den Palaeotropen), die im tiefen Schatten des Waldes ihren Lebenszyklus vollenden können, ohne jemals zur Kronenschicht vorzustoßen, und die Kletterpalmen (*Desmoncus* in den Neo-, *Calamus* in den Palaeotropen), die als Lianen die Wipfelregion ihrer Stützpflanzen erreichen. Schließlich wird die Palmenform auch von dikotylen Bäumen nachgeahmt, wie etwa von *Carica papaya* (Abb. 7), deren Blätter dicht beisammen im apicalen Teil des Stammes entspringen und, ähnlich wie die Fächerpalmen, breite Blattspreiten entwickeln. Auch einige *Phyllobotrium*-, *Vernonia*- und *Clivia*-Arten tragen auf schlanken Stämmchen üppige Schopfblattkronen.



Abb. 6. Fleckenweise gehäuftes Vorkommen von Palmen als Anzeichen gegenwärtiger oder früherer menschlicher Beeinflussung: Rand einer Rodung; im Hintergrund Urwaldbestand mit *Podocarpus rospiglianii*; La Carbonera, 2300 m; venezolanische Anden.

Die idioforme Baumkrone wird nur dann frei entwickelt, wenn normale Wachstumsbedingungen herrschen. Pessimale Umwelt verhindert die entelechisch gemeinte Gestalt; es kommt zu Zwerg-, Strauch- und sogar Teppichformen. Auch die bekannten Windformen der Laubkronen, die üblicherweise der mechanischen Windwirkung zugeschrieben werden, gehören hierher.

Der Wind wirkt tatsächlich mechanisch, aber nicht mechanisch allein! Immer spielen artspezifische Faktoren und vor allem der Wasserhaushalt eine Rolle. Für die Herausformung der Windfahnen ist eine durch lange Perioden gleichbleibende Windstärke und Windrichtung notwendig. Solche Bedingungen finden sich z. B. an der Nord- und Ostküste der Antilleninseln, wo der Passat vom Atlantik her freien Zugang hat. Die Windrichtung ist für den Großteil des Jahres völlig konstant, die Windstärke pflegt in 3 m Höhe über dem Boden zwischen etwa 4 und 25 m/sec zu schwanken. Bei Hurrikanen kommen Windstärken bis nahe an 100 m/sec vor. Die typischen Windfahnen der Bäume hängen aber nicht mit solchen Extremwerten, die auch der Richtung nach stark wechseln, sondern mit den häufigen, gleichgerichteten Mittelwerten zusammen. Die Höhe von 3 m über dem Boden wird unter den gegebenen Verhältnissen nur von wenigen Bäumen erreicht.



Abb. 7. *Carica papaya* als Beispiel eines Schopfbaumes. Colonia Tovar, Venezuela, 2000 m.



Abb. 8. Wirkung des Passatwindes auf der karibischen Insel Aruba: *Caesalpina coriaria* mit Windfahne, daneben der fast unbeeinflußte *Cereus* spec. (Foto Lotte Vareschi).

Die Windstärke nimmt gegen den Boden rasch ab: Bei 1 m Höhe sinkt sie auf 50% und bei einer Höhe von einem halben Meter auf 20% der Windstärke ab. Bei 10 cm über dem Boden spricht ein normales Schalenkreuzanemometer meist nicht mehr an. So haben die Bäume um so mehr Wuchschancen, je kleiner sie bleiben, und es fehlt nicht an Nachwuchs. Sobald sich der Wind aber in voller Stärke aus-



Abb. 9. Wirkung des Passatwindes als „Kettenreaktion": Die Windform einer *Curatella americana* deckt zwei *Caesalpinia coriaria*-Bäume und diese wiederum ein Exemplar von *Capparis linearis.* Insel Aruba (Foto Lotte Vareschi).



Abb. 10. Im Vordergrund Windform einer *Capparis*-Art; im Hintergrund windbedingte „Wollsack"-formen von *Hippomane mancinella*; St. Maarten.

wirkt, wird das Wachstum der Krone in Luv gehemmt und ist nur mehr in Lee möglich. Die Ursache dafür ist nur zum Teil mechanisch (wechselnde Spannungen der geschüttelten Blätter), viel wichtiger ist die Störung des Wasserhaushalts. Der Wind trocknet die Blätter der Luvseite aus, auch Salzstaub der nahen Küste und Sandgebläse sind schädlich. Unsere Abb. 8 zeigt die Wirkung der Passatwinde auf der Karibeninsel Aruba. Es ist bezeichnend, daß die *Cereus*-Art daneben kaum vom Wind behelligt erscheint! Als vollwertiger Xerphyt gerät die baumförmige Kaktee nicht in Schwierigkeiten mit ihrem Wasserhaushalt, während man von der Caesalpiniacee die Windwirkung geradezu ablesen kann: Die Laubkrone wächst zuletzt wieder dem Boden zu!

Abb. 9 zeigt, daß die stark windexponierte *Curatella* mit ihren resistenten Lederblättern eine viel weniger starke Windfahne bildet, als die in ihrem Schutz stehenden Caesalpiniaceen und *Capparis*-Arten. Schließlich zeigt Abb. 10 die Wirkung des Passatwindes auf eine *Capparis*-Art und auf die Euphorbiacee *Hippomane machinella*: Beide Baumarten würden bei günstiger Wasserzufuhr trotz starker Winde nahezu normale Kronen entfalten. Die zeitweise starke Trockenheit auf

der Antilleninsel St. Maarten erzeugt bei *Capparis* die übliche Windfahne, bei *Hippomane* sog. Wollsackformen, die in Luv dicht am Boden zwergstrauchartig beginnen und nach Lee an Dichte, Mächtigkeit und Höhe gradweise zunehmen, weil die jeweils niedereren Teile die nächsthöheren schützen.

Zum Bilde der windgepeitschten Antilleninseln gehören auch die Kokospalmen. Sie entfalten ihre Wedelschöpfe, ohne auf Windrichtung und -stärke anzusprechen. Wenig beobachtet ist, daß ihre Wedel am Grunde ohne Fiedern bleiben, so daß ein ringförmiger Lichtschacht entsteht, der möglicherweise für die Blüten- und Fruchtbildung Bedeutung hat (Abb.11). Palmen, die im dichten Urwald des Landesinneren aufwachsen, zeigen diesen Lichtschacht nicht. Es wäre für sie wahrscheinlich auch eine Fehlform, da die Lianen solch eine lichte Stelle ausnutzen würden, um die Wipfelschöpfe rasch zu erreichen und dann zu ersticken. Da am halophytischen Standort der Strandpalmen keine Lianen zu befürchten sind, kann hier diese Wuchsform als unschädlich, vielleicht sogar als nützlich betrachtet werden.

So ist die Lebensform „Baum" immer wieder Anlaß zu nachdenklicher Beobachtung und ökologischer Schlußfolgerung.



Abb. 11. Freier Lichtzugang um das Zentrum der Wedelkrone einer Kokospalme; bei Waldpalmen nicht vorkommend (Foto Stolz).

Lianen

„In diesem Wald (der Amazonas-Niederung) sind die Stämme überall durch ‚Sipo', das sind biegsame, kriechende oder kletternde Bäume, verbunden. Ihre Blätter vermischen sich weit oben mit dem Laubdach des Waldes. Einige sind miteinander verflochten wie Seile, wieder andere haben gedrehte Stämme, die sich wie Schlangen oder riesige Schlingen herumwinden, andere wachsen im Zickzack oder sind wie Treppen geformt. Es war für mich überraschend herauszufinden, daß diese kletternden Bäume nicht einer bestimmten Familie angehören, sondern daß Arten der verschiedensten Familien, von denen die Mehrzahl der Arten nicht klettern, unter diesen besonderen Umständen zu Kletterpflanzen geworden sind." So berichtet H. W. BATES (1863), ein Zeitgenosse DARWINS. Er beobachtet nicht nur; er denkt darüber nach, daß Arten *verschiedener* Familien in den Tropen Lianenformen herausbilden: Für uns ein Hinweis, daß es sich dabei um konforme Bildungen handelt. Offensichtlich zwingt der tropische Wald den Holzpflanzen eher die Lianenform auf, als der Wald der gemäßigten Zonen. KERNER (1896) gab an, daß auf etwa 200 Lianenarten der gemäßigten Zonen 2000 in den Tropen kommen. Diese Zahlen sind überholt, ihr Verhältnis jedoch (1 : 10) gilt noch heute; BÜNNING (1956) jedenfalls rechnet damit, daß 90% aller Lianen in den Tropen wachsen.

Je höher und dichter das Kronendach liegt, um so schwieriger ist es für Sämlinge des Waldbodens, irgendwann einmal ans Licht zu gelangen. Im tiefen Schatten die organische Masse zu produzieren, die ein Baumstamm zu seinem Wachstum braucht, benötigt viel Zeit und das Bestehen eines harten Wettbewerbs. Die Lianenform bietet hier die Möglichkeit, durch Abstützen an Trägerpflanzen, die nötige Wuchsleistung mit geringem Stoffaufwand zu realisieren. Die Liane beginnt ihr Wachstum mit einem senkrecht aufstrebenden Sproß, dem man meist die künftige Lebensform noch gar nicht ansieht. Erst wenn die erste Stütze gefunden ist, werden Kletterorgane ganz verschiedener Art herausgebildet. Nach der Form und Funktion dieser Organe unterscheidet man folgende Lianentypen:

Die *Spreizklimmer* breiten ihre Zweige seitlich derart aus, daß sie sich mit den Ästen der Trägerpflanzen verstreben. Ein Beispiel aus der Verwandtschaft des europäischen Adlerfarns (*Pteridium aquilinum*) gibt dessen tropische Abart (*Pteridium aquilinum* var. *caudatum*). Dieser Farn wird bis 4 Meter hoch und verankert sich im Gebüsch durch steif spreizende Wedelteile.

Die nächste Stufe der Anpassung an das Klimmen zeigen die tropischen Kletterpalmen (340 *Calamus*-Arten in Afrika und Asien und 60 *Desmoncus*-Arten in Südamerika). Auch diese Palmen spreizen, jedoch ist hier die Verankerung durch rückwärts gerichtete Stacheln oder Dornen abgesichert.

Die *Wurzelklimmer* bilden Klammerwurzeln, die wie Gurte die Stämme ihrer Trägerpflanzen umschlingen. Viele Araceen, die Orchidee *Vanilla* und die Pandanacee *Freycinetia* gehören hierher. Wurzelklimmer sind auch Lianen, die sich durch negativ phototropische Adventivwurzeln an der Rinde der Trägerpflanzen festhalten, wie der Efeu in Europa und einige Vitaceen in den Tropen.

Die *Windenklimmer* beginnen ihr Leben als krautige, fast etiolierte Sprosse mit langen Internodien. Schon nach der Bildung des 2. Internodiums kommt es zu einer immer weiter um sich greifenden Nutationsbewegung. Sobald dabei eine Stütze berührt wird, beginnt das Sichherumwinden, dem eine immer festere Umklammerung und schließlich die Verholzung der Schlinge folgt. Es gibt freilich auch

sehr viele Windenklimmer, die zeitlebens krautig bleiben. Sie gehören aber weniger dem Wald als der Steppe und offenem Gelände aller Art an. Auf altägyptischen Bildern findet man Papyrusstauden, die von einer hellblau blühenden, krautigen Winde umrankt sind. (BISSING und VARESCHI 1941).

Die höchste Stufe der Anpassung erreichen die echten *Rankenklimmer* mit ihren zu haptotropischen Kletterorganen umgewandelten Sprossen, Blättern oder Wurzeln. Ihre Haftorgane sind ungemein effektiv: Sie suchen durch Nutieren eine Stütze, stellen sich dann auf haptonastische Krümmungsbewegungen um, und bei hochdifferenzierten Ranken rollt sich die Ranke spiralig ein, wobei die Drehrichtung ein- oder mehrmals umgekehrt wird, so daß eine „technisch einwandfreie" federnde Aufhängung erreicht wird (Abb. 12).

Ist der Liane die Anheftung gelungen, beginnt eine Periode raschen Sproßwachstums bei sparsamster Beblätterung, bis Orte guter Belichtung erreicht sind. Jetzt treten neue Schwierigkeiten auf: Mechanische und physiologische:

Der oft über hundert Meter lange und dünne Stamm muß zug- und biegungsfest und doch auch elastisch sein, um bei den Bewegungen der Trägerpflanze durch den Wind nicht aus der Verankerung zu brechen oder sich bei ihrem völligen Zusammenbruch durch Nachbarbäume oben zu halten. Die dazu nötige Biegungs- und Zugfestigkeit bei elastischer Aufhängung wird durch eine komplizierte Aufspaltung des Holzkörpers in feste Stränge, die durch Parenchymplatten und Markstrahlen voneinander getrennt sind, erreicht. Das histologische Bild solcher Stammquerschnitte erinnert erstaunlich an den Feinbau elektrischer Tiefseekabel. Das Prinzip dieser Lösung ist so vielfach abgewandelt, daß man die Familien der Lianengewächse oft direkt vom Stammquerschnittsbild ablesen kann. (Abb. 13).

Auch physiologische Umstellungen sind notwendig: Statt der Schattenblätter des dunklen Waldgrundes müssen im akropetalen Sproßteil Sonnenblätter gebildet werden. Beide Assimilationsorgane sind oft derart verschieden gestaltet, daß man geneigt ist, sie verschiedenen Arten zuzuschreiben (Abb. 14). Auch muß der Bau der Leitbündel so gestaltet werden, daß der Leitungswiderstand für die in Kronenhöhe benötigten Wassermengen möglichst gering ist. Das wird vor allem durch erweiterte Gefäßdurchmesser und verlängerte Einzelgefäße erreicht.

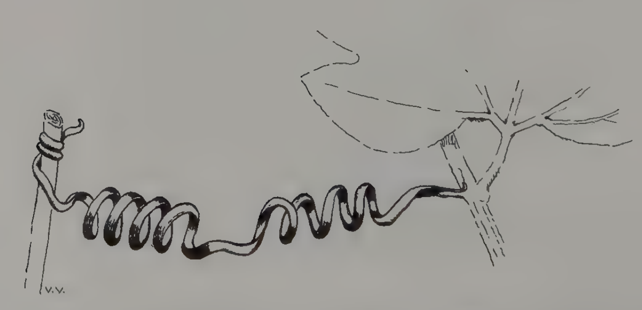


Abb. 12. Ranke mit Umkehrstelle der Drehrichtung der Spirale (*Gurania spinulosa*).

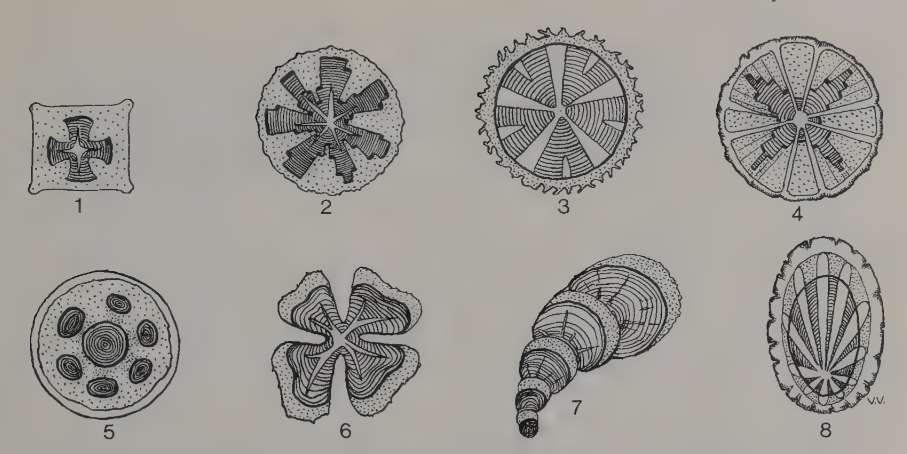


Abb. 13. Stammquerschnitte der wichtigsten Lianenfamilien des neotropischen Raumes: 1. *Arrabidiaea* (Bignoniaceae), 2. *Bignonia* (Bignoniaceae), 3. *Aristolochia* (Aristolochiaceae), 4. *Macfadyenia* (Bignoniaceae), 5. *Serjania* (Sapindaceae), 6. *Banisteria* (Malpighiaceae), 7. *Cissampelos* (Menispermaceae), 8. *Cissus* (Vitaceae).

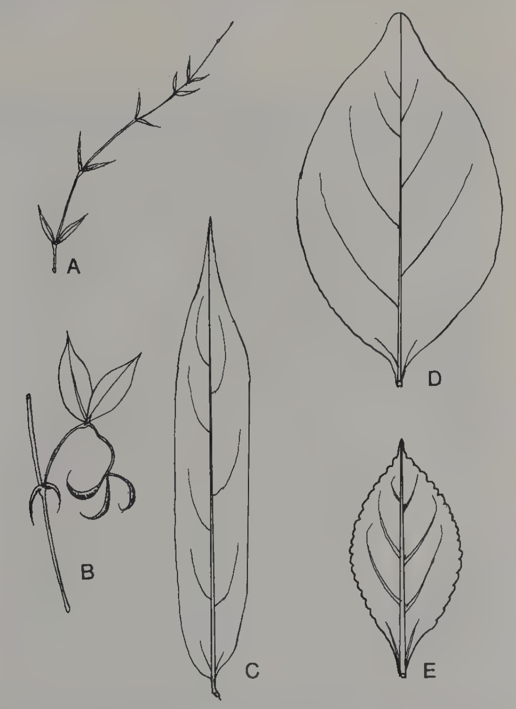


Abb. 14. Vielgestaltigkeit des Lianenblattes (*Macfadyenia unguis cati, Bignoniaceae,* A. Keimsproß im tiefen Waldschatten, B. Klettersproß mit Widerhakendornen und den an Fledermauskrallen erinnernden Ranken, C. Blattform der unteren Region des Tragbaums, D. Blattform aus dem Kronenraum und E. über dem Kronenraum des Tragbaums in voller Sonne.

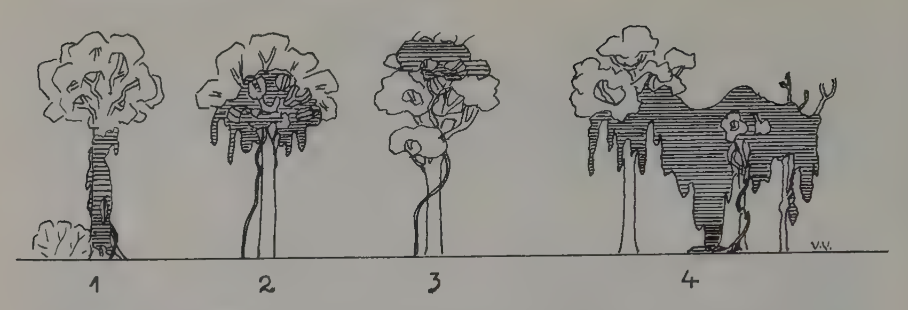


Abb. 15. Wuchsformen der Lianen. 1. Hüllenlianen, 2. Lianen des Kroneninnern, 3. Lianen über dem Kronenraum dominierend, 4. Vorhanglianen (Waldrand) mit mehreren Trägerpflanzen.

Es gibt Lianen, die – an zwei Stellen durchschnitten und dann senkrecht gehalten – ihre Gefäßwasser abfließen lassen; eine Trinkwasserquelle der Urwälder, die man getrost benutzen kann und die auch ausgibt: Aus einem ein Meter langen Stück eines solchen „Bejuco de agua" rannen in 3 Minuten 205 cm^3 Wasser heraus. Die Gefäße solcher Wasserlianen erreichen 0,3-0,6 mm Durchmesser. In Venezuela sind vor allem *Bignonia unguis cati, Souburea guianensis* und *Vitis tiliaefolia* beliebte Wasserspender.



Abb. 16. Durch Kulturmaßnahmen freigestellte Waldbäume, völlig überwuchert von Lianen-Vorhängen (Bignoniaceen, Convolvulaceen, Vitaceen). Vordergrund: Blätter der neu gewonnenen Kulturregion (Brotfrucht, Papaya, Bananen). Venezolanische Anden, 300 m.

Bei der Feldarbeit ist auch noch eine weitere Einteilung der Lianen – diesmal nach der Art der Verteilung der Laubmassen – nützlich. Man kann nach der Häufigkeit der folgenden Lianenkategorien Rückschlüsse auf den Dynamismus des Bestandes und auf die Şukzessionen ziehen. Auch ergeben sich Aufschlüsse über menschlichen Einfluß, Brände und andere Faktoren. In Abb. 15 sind folgende Kategorien dargestellt:

- Hüllenlianen: Sie umschließen den Stamm der Trägerpflanze wie ein Mantel, und zwar schon vom Boden an aufwärts, ohne in die Baumkrone selbst einzudringen. Manchmal beginnt ihre Laubentfaltung erst an der oberen Grenze des Unterholzes (Abb. 15/1 links vom Stamm).
- Gedeckte Lianen: Sie klettern fast blattlos bis dicht unter die Krone der Trägerpflanze und entfalten hier gleichsam eine „Unterkrone". Diese Wuchsform kommt vor allem an Trägerpflanzen mit alljährlichem Laubwechsel vor.
- Wipfellianen: Sie durchwachsen die Kronen der Bäume und breiten sich erst über ihnen voll aus. Solche Lianen können für die Trägerpflanze schädlich, ja lebensbedrohend sein.
- Lianenvorhänge: Sie decken Trägerpflanzen mitsamt ihrer Umgebung breitflächig ein. Diese Wuchsform deutet fast immer auf menschlichen Einfluß oder andere Waldschäden hin. Damit sich Lianenvorhänge bilden können, ist Licht-



Abb. 17. *Cereus testudo* als Hüllenliane auf freistehender *Hymenea coubaril* (Anime-Baum). Südmexiko.

einfall in großem Maße notwendig; bei integrem Kronendach des Waldes fehlen sie völlig (Abb. 16).

Es gibt Lianenarten, die je nach dem Standort jede beliebige dieser Formen annehmen können (viele *Leguminosae* und *Bignoniaceae*), aber auch solche, die sich auf bestimmte Wuchsformen spezialisiert haben. Die Marcgraviacee *Norantea guianensis* z.B. ist eine typische Wipfelliane; sie läßt ihre roten Blütenstände erst oberhalb der höchsten Waldbäume wie „Leuchtspuren" hervorbrechen – der Name „Raketenblume" weist darauf hin (Abb. 17).

Der Prozentsatz an Lianen gibt für jeden Waldtyp eine ökologisch wichtige Kennzahl. Er schwankt in Urwäldern zwischen 0 und etwa 15%. Höhere Prozentsätze deuten auf gestörte oder Sekundärformationen hin. Jedenfalls ist die Meinung, starker Lianenbefall sei ein typischer Charakterzug des „Urwaldes", unhaltbar. Den üppigsten Lianenbefall zeigen durch Waldzerstörung freigestellte Einzelbäume. In Venezuela kann man bei achtloser Durchforstung von Urwäldern beobachten, daß durch den plötzlichen Lichteinfall der „Bambusillo" (dicht verfilzte Sprosse von *Arthrostylidium*-Arten, die als Spreizklimmer auftreten) derart überhandnimmt, daß keine Erneuerung mehr eintritt.

Es gibt sogar tropisches Gelände, das *nur* von Lianen überwuchert ist; allerdings dann als Zeugen einer rücksichtslosen Waldverwüstung: In Borneo, wo man den Wald vom Flugzeug aus vergiftet, die brauchbaren Stämme dann in die „Tim-



Abb. 18. *Ficus prinoides*, Baumwürger auf *Copernicia tectorum*; Anfangsstadium. Llanos von Venezuela.

ber Camps" transportiert und die unbrauchbaren als tote Rohnen einfach stehen läßt, nehmen die Lianen derart überhand, daß sie nicht nur alle Baumruinen, sondern auch den Boden so dicht überziehen, daß kein Jungwuchs mehr aufkommt.

Der Lianenwuchs gilt mit Recht als eine konforme Bildung, die mit dem Lichthunger tropischer Waldstandorte zusammenhängt. Wie in allen Fällen ist aber daneben auch hier die Verwirklichung idioformer Bildungstendenzen möglich – auch ohne daß der Lichtfaktor ausschlaggebend sein muß. In den Kakteensteppen der Tropen ist Licht ja im Überfluß vorhanden, und doch klettern Lianen (vor allem *Convolvulaceae*-, *Cissus*- und *Lycium*-Arten) an den baumförmigen Kakteenstämmen hoch. Ja, Kakteenarten selbst treten als Lianen auf und erklettern als auffallende Hüllenlianen Säulenkakteen und Einzelstämme (Abb. 16). Ob es sich in solchen Fällen um idioforme Möglichkeiten handelt, oder um den Vorteil, den höchsten Temperaturen, die hier ja in Bodennähe auftreten, zu entrinnen, könnten nur experimentelle Untersuchungen entscheiden.

Baumwürger (Tafel 1)

DARWINS „struggle of life" wird von NIETZSCHE zur bloßen Ausnahme abgewertet. In der Auseinandersetzung zwischen einem Baumwürger und seiner Wirtspflanze ist dieser Kampf nicht bloß metaphorisch, sondern als einfaches Faktum gegeben. In einem typischen Falle geschieht dabei folgendes:



Abb. 19. Begünstigt durch die Rodung hat der Baumwürger (*Ficus* spec.) die Trägerpflanze überlebt. Venezuela, nahe Lago Maracaibo.



Abb. 20. Durchblick durch den Netzstamm des Baumwürgers von Abb. 19. vom Boden aus. Der Hohlraum entspricht dem Körper der ausgeschalteten Trägerpflanze.

Ein Vogel verschleppt die Frucht eines Baumwürgers. Es handelt sich um eine *Ficus*-Art (*F. tecolutensis, elastica, benjamina, bengalensis* u.a.m.) oder um eine Guttifere (wie *Clusia rosea*). Auf einem beliebigen Baum kommt einer der Würgersamen zum Keimen. Es entsteht ein epiphytisch lebendes Pflänzchen, das nur wenige Blätter und eine kleine Stammknolle entwickelt. Der erste Überschuß an organischem Material, der sich in dem Speicherorgan findet, wird dazu benutzt, ein Wurzeltau nach unten wachsen zu lassen. Wenn der Stoffvorrat zu gering oder die Entfernung zum Boden zu groß ist, stirbt der Würger ab. Dieser Fall ist gerade in geschlossenen Urwäldern häufig zu beobachten. Erreicht jedoch eine Luftwurzel den Boden, so verzweigt sie sich rasch und ernährt von nun an den jetzt als Semiepiphyt lebenden Würger auf das üppigste. In meinem Garten beobachtete ich, daß nach dem Kontakt mit dem Boden die Blattfläche in einem Jahr auf das Vier-

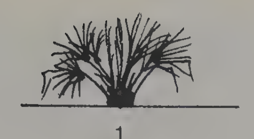


Abb. 21. Der Baumwürger *Ficus prinoides* auf der Palme *Copernicia tectorum* als Brandzeuge (das Laubwerk des Würgers ist nicht gezeichnet). 1. Die Palme im Rosettenstadium während der ersten 4–7 Jahre. 2. Die ohne Brand und Würgerbefall aufgewachsene Palme; etwa 7 m hoch und 20 Jahre alt. 3. und 4. Nebeneinander wachsend gefunden; 3. Unbeschädigte Palme, etwa 10 Jahre alt. 4. Der untere Teil des Palmenstammes ohne Blattbasen, darüber die Blattbasen erhalten: Vor etwa 10 Jahren ein Brand, seit zehn Jahren keiner. 5. Palme als Zeuge eines etwa 15 Jahre zurückliegenden Brandes. 6. Palme, deren Blattbasen bereits vor dem Befall durch den Baumwürger verbrannt sind: Der Brand liegt etwa 20 Jahre zurück, sonst könnten die Netzwurzeln nicht so dicht anliegen. 7. Palme und Baumwürger als Zeuge eines etwa 10 Jahre zurückliegenden Brandes. 8. Palme und Baumwürger sind seit etwa 20 Jahren unbeschädigt gewachsen; der Abstand des Wurzelnetzes zeigt die Dicke des Mantels der Blattbasen an, die bei einem erst kürzlich geschehenen Brand vernichtet wurden, während der Netzwurzelmantel dem Feuer widerstand.

zigfache erweitert wurde. Unter diesen Umständen kommt es zu einer neuerlichen Umstellung: Es werden nicht nur neue Luftwurzeln gebildet, sondern auch ihre Wuchsform wird umgestaltet. Die Wurzeln verflachen, verschmelzen untereinander und breiten sich wie eine plastische, teigartige Masse über der Rinde des Wirtsbaumes aus. Es entsteht eine Art gegitterter Mantel, der das Dickenwachstum des Wirtes hemmt. Gleichzeitig macht die Laubkrone des Würgers der des Wirtes erfolgreich Konkurrenz. Wie überall, wo in den Tropen die Lebenskraft eines Baumes nachläßt, nehmen nun die Termiten und andere Schadinsekten im Wirtsstamm überhand. Der Würger dagegen erstarkt mehr und mehr, wird schließlich selbständig, und nur die phantomartige Hohlform, die sein Gitterstamm bildet, erinnert an den verrotteten Wirtsbaum.

Für den Ökologen ist dabei vor allem wichtig, welche Rolle dieser Vorgang im Haushalt der Gesamtvegetation spielt. Nun, Baumwürger sind überall in den Tropen anzutreffen, und sie kommen auch gelegentlich in den gemäßigten Zonen vor, wie etwa *Lonicera ciliosa* in Nordamerika. Das Ausmaß der wirklich überwältigten Wirtsstämme ist jedoch überall beschränkt. Der Prozentsatz der durch Würger ausgeschiedenen Stämme ist gerade im tropischen Urwald nur gering. Dagegen können sie auf Lichtungen, in den Beständen der Schattenbäume von Kaffee- und Kakaopflanzungen und bei Bäumen im Freistand stellenweise überhandnehmen.

Eine Besonderheit der venezolanischen Llanos ist das reichliche Vorkommen der Baumwürger *Ficus palmicida* und *F. prinoides* auf der Fächerpalme *Copernicia tectorum*, die auf weite Strecken und bei hohem Grundwasserstand als einzige Holzart die Baumsavanne besiedelt. Die Wuchsform der Palme und ihre Auseinandersetzung mit den Würgfeigen läßt sich dazu verwerten, die Llanosbrände zeitlich zu testen.

Die Palme wächst die ersten 5–8 Jahre als stammlose Rosette. Zum Aufwuchs des Stammes benötigt sie rund weitere zwanzig Jahre. Dabei werden Stammhöhen von etwa 7–14 m, in Ausnahmefällen bis 20 m erreicht. Die verbrauchten Blattspreiten werden abgeworfen, die Blattstiele und Blattscheiden dagegen umhüllen den Stamm als trockener Mantel, der sich erst im Feuersturm eines Brandes verliert. Übrig bleibt dann der angekohlte Stamm und der vom Brand nicht erreichte grüne Blätterschopf. Wird ein solcher nackter Stamm durch die Wurzeln einer Würgfeige angefallen, umschließt ihn das Netz als dicht angepreßte Hülle. Überwächst dagegen der Würger die Palme, während sie noch in der Hülle ihrer Blattreste dasteht, so bildet sich das Netz der Würgwurzeln in weitem Abstand vom Stamm. Kommt nun ein Savannenfeuer, so verbrennen nur die Blattreste, und die unversehrten Wurzelstämme der Würgfeige umhüllen wie ein Filigranrohr in weitem Abstand den Stamm.

Aus der Abb. 21 geht hervor, wie man von der Wuchsform der Palme und der des Baumwürgers eine förmliche Chronik der Llanosbrände ablesen kann (nach VARESCHI 1962).

Epiphyten (s. Tafel 2 gegenüber Seite 49)
Die Epiphyten verzichten auf den sonst allgegenwärtigen Mutterboden mit seinem Wasser- und Nährstoffvorrat. Ihr Lebensort ist die Trägerpflanze (Abb. 22). Vom dunklen Waldgrund ab nimmt der Lichtgenuß nach oben hin zu. Gleichzeitig nimmt der Gehalt an Kohlendioxid gegen die mittleren Horizonte der dichtesten



Abb. 22. *Samanea saman* im Freistand als Trägerpflanze epiphytischer Bromeliaceen und semiparasitischer Loranthaceen. El Morón, Venezuela.

Laubfülle ab und spielt erst in der Wipfelregion wieder auf den allgemeinen Wert der Atmosphäre ein. Dabei bieten sich den Epiphyten auf Stamm, Ästen und in den Winkeln der Krone ökologische Nischen (Kühnelt 1970) vielerlei Art an: Dürftige oder ergiebigere Humuslager, günstige oder ungünstige Wassertraufen, mehr oder weniger brauchbare Haftstellen und Orte sehr verschiedener Belichtung ergeben ein Standortsmosaik, dem eine bestimmte Abstufung zukommt: Jede horizontale Waldschicht stellt einen ökologischen Raum für sich dar. Diesen horizontalen Schichten entspricht aufs anschaulichste der Wechsel der epiphytischen Sippen und Lebensformen:

In einem Nebel- oder Bergwald findet man schon nahe dem Boden die ersten Epiphyten. Es sind extreme Schattenpflanzen – vor allem hygrophytische Angiospermen, Selaginellen und Laubmoose. Dazu kommen die Hautfarne mit ihrer hauchdünnen, nur eine Zellschicht dicken Lamina. Ihre verhältnismäßig große Widerstandskraft gegen zeitweise Trockenheit wurde verständlich, als man experimentell feststellte, daß sie den Wasserdampf der Luft aufnehmen können. Auch bilden ihre Zellmembranen komplizierte Quellungsmechanismen, die den ungünstigen Einwirkungen ihres Standortes ausreichend begegnen (Haertel 1939). Ei-

nige Epiphyten dieser untersten Waldschicht zeigen die für extreme Schattenpflanzen so bezeichnende Erscheinung des Blauglanzes, einen Glanz metallischer, gleichsam anorganischer Art, der als Farbe trüber Medien tatsächlich zugleich ein physikalisches und ein biologisches Phänomen darstellt.

Seit Gentner (1909) und Molisch (1930, 1931) ist bekannt, daß es sich dabei um Cutinkörnchen handelt, die in der Zellwand der Epidermis unterhalb der Cuticula fein verteilt sind und als „trübes Medium" ihr Blaulicht zurückstrahlen. In den Wäldern der Malaccahalbinsel sind es vor allem *Selaginella*-Arten, die durch Blauglanz auffallen. Auch können tropische Farnarten, die gewöhnlich frischgrüne Wedel zeigen, wie etwa *Elaphoglossum* und *Pterozonium*, durch einen tiefen Blauglanz überraschen, wenn sie in Baumhöhlen oder in Felshöhlen wachsen. Wir sahen *Elaphoglossum laminarioides* mit solchem Blauglanz in einer Höhle des Auyantepui (Venezuela, 2300 m). Während der Farn bei (mittags) 0,02 cal $\cdot$ cm^{-2} $\cdot$ min^{-1} im Vorhof der Höhle noch normalgrün war, trat bei 0,001 cal $\cdot$ cm^{-2} $\cdot$ min^{-1} intensiver Blauglanz auf. Die physiologische und ökologische Bedeutung des Blauglanzes ist noch nicht geklärt (Richards 1952).

Der gleichmäßig niederfallende Regen wird im Waldinnern sehr ungleich und oft lange Zeit hindurch nach abgestufter Verteilungsart abgeleitet. Zwischen starken Wassertraufen und extremen Trockenstellen gibt es alle Übergänge. Das Verteilungsmuster spiegelt sich im Epiphytenbehang wider, um so mehr als die Was-

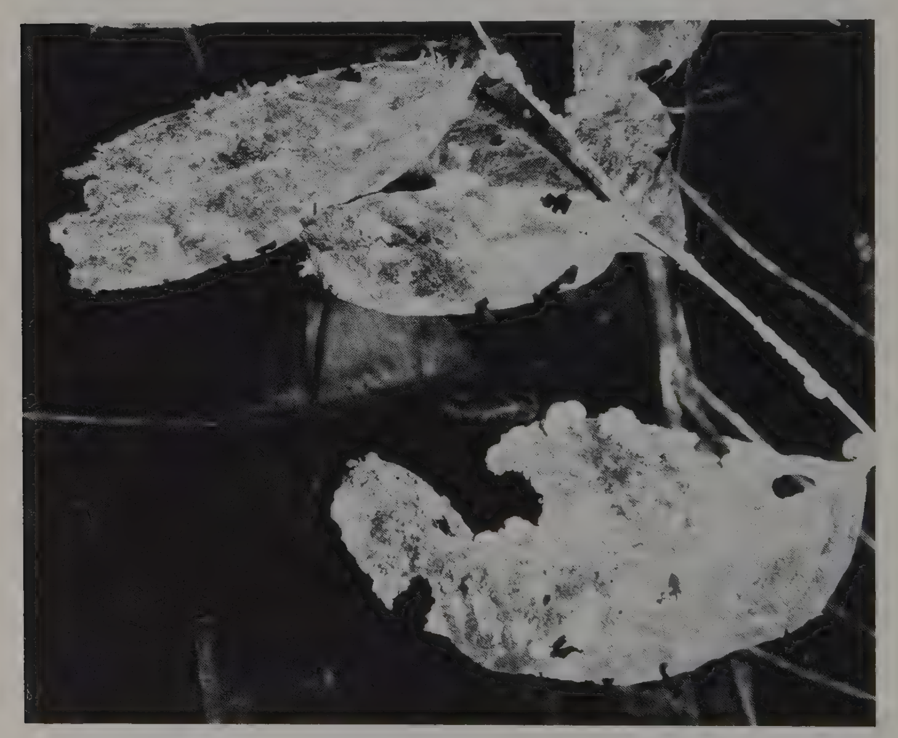


Abb. 23. Epiphyllen: Laub- und Lebermoose, Flechten, Pilze und Algen auf langlebigen Blättern. Wolkenwald von Rancho Grande, Venezuela.

sertraufen oft zugleich Nährstoffbahnen sind. Die besonders auf Blättern des Waldgrundes lebenden Blattepiphyten (Epiphyllen) hängen von permanenten Wassertraufen ab: Moose, Flechten, Algen, ja auch Farn- und Blütenpflanzen (kleine Exemplare vor allem von Piperaceen, Orchideen und Bromeliaceen) bilden ausgewogene Pflanzengesellschaften auf langlebigen Lederblättern (Abb. 23). Oft ist ein solches von Epiphyllen überwachsenes Blatt einer Art nahe einem andern Blatt derselben Art, das keine Epiphyllen zeigt, zu finden: Eine Wirkung des erwähnten Verteilungsmusters! Nirgends offenbart sich die Lebenskraft der Tropen so eindringlich, wie in einem von Epiphyllen überwucherten und trotzdem noch immer lebensfähigen Trägerblatt.

Nach oben zu – meist schon in etwas über Mannshöhe – nimmt der Bestand an hygrophytischen Epiphyten ab und zugleich die absolute Epiphytenmenge zu. Jetzt sind es mehr und mehr Pflanzen mesophytischer, bald auch xerophytischer Bauart, die hier leben. Die ökologischen Nischen werden höher oben dem Lichtfaktor nach günstiger, dem Wasserfaktor nach ungünstiger, so daß sich augenfällige Anpassungserscheinungen häufen.

Ericaceae und *Piperaceae* bilden winzige, hartlaubige oder etwas sukkulente Assimilationsorgane. Das fällt besonders dadurch auf, weil der übrige Blattbestand des Waldes eher zur Makrophyllie und zur Megaphyllie neigt (Tab. 2, Seite 121).



Abb. 24. Epiphytische Bromeliacee (*Cottendorfia* spec.). Die Wurzeln fungieren vor allem als Haftorgane, während die frei exponierte, zisternenartige Blattrosette die Ernährung besorgt.

Die *Bromeliaceae* formen zisternenartige Rosetten und schuppenbedeckte Sprosse, durch die Wasser und Nährstoffe den Weg ins Pflanzeninnere finden, während die Wurzeln nur mehr als Haftorgane wichtig sind (Abb. 24).

Die altweltlichen *Dischidia*-Arten (*Asclepiaceae*) bilden Urnenblätter, in deren mit Wasser und Detritus gefüllten Hohlraum ihre eigenen Wurzeln hineinwachsen.

Im feuchten „Mooswald" tropischer und subtropischer Berge sammeln sich auf den Trägerpflanzen oft beträchtliche Humusmassen an. Viele Formen, *Piperaceae* und besonders Laubmoospolster, finden dort so günstige Standorte, daß sie selber dauernd zur Vermehrung der Humuslagen beitragen. Klinge (1966) spricht von „einigen hundert Tonnen" von Humus auf 1 Hektar solcher Wälder. Auch Ameisen und Termiten, Vögel und Kleinsäuger sammeln organisches Material, so daß fleckenweise wahre Zwischenböden in das Waldprofil eingeschoben werden.

Zu den Epiphyten gehören auch einige echte Sukkulenten, so daß mitten im feuchtesten Nebelurwald *Rhipsalis*-, *Cereus*- und andere Kakteengattungen ein Inseldasein auf besonders lichtexponierten Ästen führen.

Die Pseudobulben der Orchideen speichern Wasser und die mit Hohlräumen ausgestatteten *Myrmecodiae (Rubiaceae)* lassen es in ihnen kondensieren. Auch die flachen Rhizome des *Polypodium megalophyllum* Südamerikas bilden – da sie nur mit dem Rand des Rhizoms der Unterlage dicht anliegen – Hohlräume, die ihren Wasserhaushalt stützen und oft von Tieren (bei Myrmecodien Ameisen, bei *Polypodium megalophyllem* winzige Skorpione) bewohnt sind.

Bei den rein tropischen *Platycerium*- und *Drynaria*-Arten (*Polypodiaceae*) kommt es zu einem Wedeldimorphismus, der auf eine Arbeitsteilung der Spreiten hinausläuft: Ein Teil der Blätter dient der Assimilation, ein anderer durch Nischenbildung dem Sammeln von Humus, oft sind sogar die fertilen Wedel auch noch von besonderer Ausgestaltung.

Orchideen und Araceen zeigen einen Wurzeldimorphismus: Haftwurzeln und wasserspeichernde Luftwurzeln werden nach Bedarf gebildet. Das oft zitierte Velamen radicum erleichtert sicherlich die epiphytische Lebensweise und ist also zu den konformen Bildungen der Epiphyten zu stellen. Selbstverständlich ist es auch in diesem Falle so, daß damit nichts für die epiphytische Lebensweise grundsätzlich Neues gegeben ist: Das Velamen radicum gehört ja auch zur Ausrüstung verwandter Bodenpflanzen wie *Clivia mollis, Crinum aquaticum* und *Agapanthus umbellatus* und muß dann – wenn überhaupt – teleologisch anders gedeutet werden als bei Epiphyten.

Auch die vielen poikilohydren Epiphyten, darunter besonders viele Farne, teilen jene Einrichtungen, die ihnen das Überleben in einem wechselfeuchten Medium möglich machen, mit verwandten Bodenpflanzen: Den „Schuppenpanzer", der das vorwiegend epiphytische *Polypodium polypodioides* vor zu starken Wasserverlusten schützt, gibt es auch bei dem terrestrisch wachsenden, verwandten *Polypodium thyssanolepis*, die dicken, kleinen, am Rande eingerollten Blätter des Kletterfarns *Microgramme vaccinioides* finden sich in ähnlicher Art bei auf Erde oder Fels wachsenden *Elaphoglossum*-Arten. Immer wieder läßt sich festellen, daß die Epiphyten von idioformen Angeboten Gebrauch machen, die an ihrem extremen Standort wertvoll sind.

Zu all diesen schon äußerlich sichtbaren Anpassungsmerkmalen kommen noch physiologische: Die meisten epiphytischen Bromeliaceen halten ihre Spaltöffnun-

gen untertags geschlossen, um Wasserverluste zu vermeiden. Die Frage, wie in einem solchen Falle Assimilation unter Ausnutzung des Sonnenlichtes möglich ist, fand eine überraschende Lösung durch den sog. *Saussure-Effekt*, der von COTINHO (1964) an 20 Bromeliaceenarten festgestellt wurde: Das Kohlendioxid wird während der feuchten Nachtstunden durch die dann offenen Spalten aufgenommen und vorübergehend an organische Säuren gebunden. Erst am nächsten Tag wird es im Sonnenlicht intrazellulär dem Chlorophyll zugeführt. Der Saussure-Effekt ist auch von sukkulenten Erdpflanzen bekannt, also ebenfalls nicht für Epiphyten spezifisch!

Auch das *Fehlen* einer Anpassung kann für eine ökologische Gruppe von Pflanzen charakteristisch sein. Epiphyten entwickeln auf ihren Humuspolstern nur geringe Saugkraftwiderstände. Das Mittel von 20 untersuchten Epiphyten ergab nur einen osmotischen Wert von 10 at, und die Schwankungen der Saugkraft blieben dabei unter 50%, während für systematisch diesen Epiphyten nahestehende Bodenpflanzen Schwankungen bis zu 142% und auch absolut viel höhere Werte auftraten (GESSNER 1956).

In der obersten Waldschicht, der Schicht windausgesetzter und voll bestrahlter Baumwipfel, ändert sich der Epiphytenbestand nochmals: Die Blütenpflanzen treten deutlich zurück und Moose und Flechten – und zwar vor allem Arten, die in



Abb. 25. Der dicke Wurzelzopf von Anthurien-Arten (hier als Epiphyt auf einer *Clusia*-Stelzwurzel des Mangrovenwaldes) dient als Süßwasserspeicher und Gleichgewichtsorgan.

tieferen Waldschichten fehlen – werden dominant. Genaue Standortanalysen haben erwiesen, daß es Flechten gibt, die nur überleben können, wenn ihr Thallus starkem Luftwechsel ausgesetzt ist. Da ihre im Pilzgewebe eingeschlossenen Produktoren, die Algenzellen, nicht offen zu Tage liegen, würden sie bei stehender Luft wahrscheinlich zu wenig assimilieren können. Das Massenvorkommen an Waldrändern und auf „Windzweigen" von *Ramalina dictyota, Ramalina usneioides* und einiger *Usnea*-Arten z.B. ist ganz auffallend und auf andere Weise kaum zu erklären (VARESCHI 1956).

Wind kann auch epiphytenschädlich sein; eine höchst eigenartige Anpassung fand ich in den Mangrovenmischwäldern im Nordosten von Venezuela. Wegen des starken Salzgehaltes des Standortes und wegen des vom Meer her eindringenden Passatwindes gibt es dort nur sehr wenige Epiphyten. Um so überraschender war dann das Vorkommen üppiger *Anthurium englerianum* und anderer großer *Anthurium*-Arten, die auf den dünnen Stelzwurzeln der Mangrove ihren Blätterbusch entfalten. Sie erhalten sich an ihrem instabilen Standort durch einen riesigen, unten verdickten Wurzelzopf, der den Schwerpunkt der Pflanze tief hält und gleichzeitig vom salzfreien Regenwasser abgespült wird, so daß in der sonst alkalischen Umgebung ein salzarmer, saurer Humusspeicher entsteht (Abb. 25 und 114/6).

Der Lebenszyklus der Epiphyten ist an den der Trägerpflanze gebunden. Auch muß er dem ständigen Formwechsel der Trägerpflanzen gewachsen sein. So müssen alle Epiphyten imstande sein, neue Lebensorte rasch zu besiedeln. Das wird einmal durch winzige Samen möglich, die schon von der normalen Wärmeturbulenz des Waldinneren erfaßt und verteilt werden. Außerdem können Samen, Früchte oder Sproßteile durch Tiere verbreitet werden. Sei es, daß sie den Darmkanal ungeschädigt passieren, sei es, daß sie als Nahrungsmittel gesammelt oder als Nistmaterial verwendet werden. Ein überzeugendes Beispiel gibt die Familie der Kakteen, die an sich rein amerikanisch ist. Aber eine einzige Gattung hat über den Vogelzug Afrika erreicht und ist dort weit verbreitet: Die Gattung *Rhipsalis.* Es handelt sich um ampelartig hängende Epiphyten mit hellen, von Vögeln verbreiteten Beeren.

Hat der Vermehrungskörper seinen luftigen Standort erreicht, dann sorgen Haftorgane und Klebstoffe für das Festhalten, ehe noch die Wurzeln in Funktion treten. Eine eigenartige Rolle spielen in den amerikanischen Tropen die oft ganze Stämme überziehenden *Graphina*-Thalli (Abb. 26). Zwischen ihrer weißlichen Decke und der Rinde der Trägerpflanze sterben alle Moosrasen und Flechtenkonkurrenten ab, so daß ein flacher Hohlraum entsteht, der wie eine feuchte Kammer eindringende Primärwurzeln von Orchideen, Piperaceen und Araceen vor dem Vertrocknen schützt.

Tafel 1

Der Baumwürger, eine *Ficus*-Art, hat sich in etwa 20 m Höhe auf einer *Tabebuia rosea* (Bignoniaceae) angesiedelt und ist dabei, mit seinen Wurzelstämmen den Stamm der Trägerpflanze zu umstricken. Es ist Trockenzeit, die *Tabebuia* ist blattlos und in voller Blüte, der Baumwürger bleibt voll aktiv.





In winterkalten Gebieten gibt es nur Gelegenheitsepiphyten wie *Polypodium vulgare, Chelidonium majus* und *Poa*-Arten. In den Tropen hängt die Üppigkeit des Epiphytenbehanges vor allem von der Luftfeuchtigkeit, der Häufigkeit der Niederschläge und von Eigenschaften der Trägerpflanzen ab. Oft zeigt z.B. ein üppiger Epiphytenwuchs von Flechten und Moosen auf großen Kakteen an, daß hier der Standort „eigentlich" nicht der einer Kakteensteppe ist, sondern erst durch den Menschen dazu degradiert wurde. Extreme Kakteensteppen ursprünglicher Art zeigen nur wenige Epiphyten. Wo die Umweltfaktoren den Epiphyten besonders günstig sind, kommt es zu erstaunlich reichen Behängen: F. MÜLLER (zitiert nach FOCKE 1893) fand in Brasilien auf einem einzigen Baum 16 Orchideen, 17 Bromelien, 5 Araceen, 4 Kakteen, 3 Gesneraceen, 4 Farne und je eine Piperacee, Rubiacee, Moracee und Markgraviacee. Daneben viele Arten von Algen, Flechten und Moosen, so daß man auf über hundert Epiphytenarten für diesen Träger kommt. Im Bergwald der venezolanischen Anden konnte ich auf einem frisch gefällten *Podocarpus oleifolius*-Baum 60 Arten von Kormophyten und Moosen feststellen. Dazu noch 15 Arten von Flechten. Neben solchen artenreichen Epiphytengesellschaften gibt es auch sehr artenarme, aber individuenreiche Bestände. Der in den Tropen und Subtropen so häufige und auffallende einseitige Bewuchs mit *Tillandsia usneioides* („Spanish moss") ist ein typisches Beispiel dafür. Tafel 2 zeigt einige *Erythrina*-Bäume, die mit ganzen Vorhängen dieses hochspezialisierten Epiphyten bepackt sind. Oft jedoch ist es dann aber auch ein einzelner Baum in einer sonst Tillandsien-freien Umgebung, der diesen Epiphytenbewuchs zeigt. Dasselbe kann man mit der kryptogamischen, aber habituell ähnlichen *Ramalina usneioides* beobachten. Da beide Arten als Nestbaumaterial von Vögeln verschleppt werden, sonst aber nur wenig Verbreitungsmöglichkeiten haben, ist solch isoliertes, dann aber massenhaftes Vorkommen verständlich.

Lebensformen, die den Übergang zwischen Epiphyten und Lianen darstellen, sind die sogenannten Semiepiphyten. Sie beginnen ihr Leben als Epiphyten, bilden dann lange Luftwurzeln, die ihnen, wenn sie den Boden erreicht haben, das Fortkommen als Lianen ermöglichen. Auch die Baumwürger beginnen meist als Epiphyten!

Während in höheren Breiten epiphytische Phanerogamen ihren Standort nur als Einzelpflanze und wie zufällig besiedeln, kommt es in den Tropen zu epiphytischen Pflanzengesellschaften, die hoch organisiert, weit verbreitet und für bestimmte Waldtypen bezeichnend sind. LEBRUN (1960) hat für die Tropen einen Epiphytenindex empfohlen, der sich zur strukturellen Charakteristik tropischer Waldtypen seither bestens bewährt hat: Der Index bezeichnet den Anteil epiphytischer Arten in Prozenten der Gesamtartenzahl des ganzen vielschichtigen Bestandes. Für eines der üppigsten Epiphytenvorkommen des Kongo errechnete LEBRUN

Tafel 2

Tillandsia usneoides als Epiphyt auf *Erythrina* spec., die ursprünglich als Schattenbaum für Kaffeekultur gepflanzt wurde. Der Boden wird jetzt für Zuckerrohr verwendet. (Anden von Mérida, Venezuela bei etwa 1850 m.)

einen Index von 32%. Auch in Venezuela und Malaisia (Cameron Highlands) ergaben sich Indices von bis zu 25%. Dabei muß allerdings berücksichtigt werden, daß es sich nur um das Verhältnis der Phanerogamen handelt. Durch Berücksichtigung der Kryptogamen erhält man weit abweichende Werte. Maximale Epiphytenindices ergaben sich in relativ artenarmen Baumbeständen magerer Sandsteinböden in der venezolanischen Guayana am Fuße des Tafelberges Auyantepui (s. Seite 264). Dort ergab sich der Fall, „daß ein Wald als Ganzes die Qualitäten einer einzigen, homogenen, ökologischen Nische für Orchideen (und andere Epiphyten) besitzt“ (VARESCHI 1976), so daß der Epiphytenindex 42% erreicht. Daneben sind – besonders in extremen Trockenwäldern – auch besonders niedere Epiphytenindices zu erwarten. Im „Dornbuschwald“ Venezuelas kann er auf Werte unter 1%, und im äußeren Mangrovengürtel auch auf den Wert Null sinken!

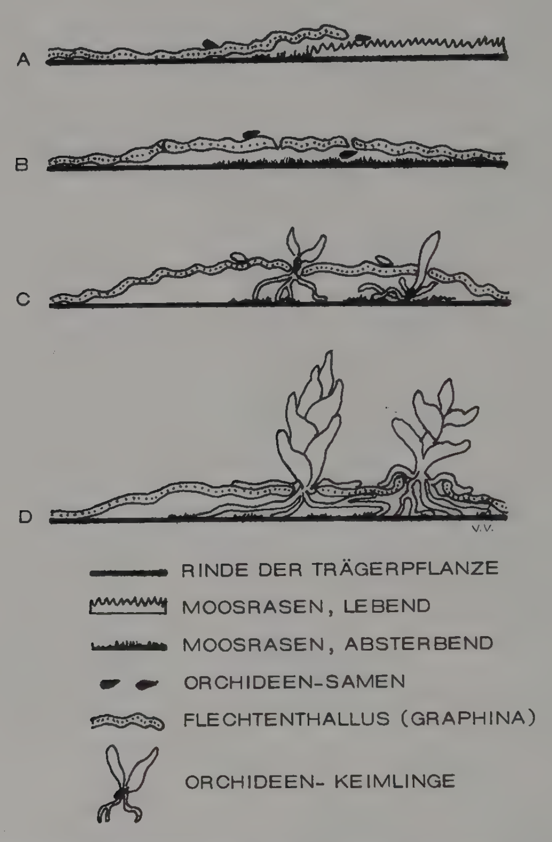


Abb. 26. Flechtenthalli (*Graphina* spec.) bilden „Feuchte Kammern“, welche die Keimung der Orchideen auf trockenen Rinden ermöglichen (schematisch). A. *Graphina* überwächst den Moosrasen. B. Unter der Flechte stirbt das Moos ab, der entstandene Hohlraum hält trotz kleiner Risse Feuchtigkeit zurück. C. Orchideenkeimlinge bilden ihre ersten Wurzeln im Hohlraum. D. Später überwachsen die Wurzeln den Thallus.

Unterwuchspflanzen

Unterwuchs setzt Vegetationsschichtung voraus. Die Laubkronen der Bäume überdecken einen Lebensraum, der durch ihre Stämme nicht ausgenutzt wird und ein besonderes Mikroklima aufweist. Das gilt nicht nur für Wälder. Auch unter baumartigem Kakteenbusch, ja sogar unter der Horstgrasdecke der Savannen ist freier Raum, in dem für ganz bestimmte Lebensformen Möglichkeiten bestehen.

Der sich unter einer höheren Vegetationsschicht einnistende Unterwuchs besteht aus zwei Komponenten: Einmal dem Anteil an Keimlingen und Jungpflanzen der Oberschicht und dann dem Anteil der eigentlichen Unterwuchspflanzen, die nicht dazu bestimmt sind, die Kronenschicht je zu erreichen und ihren ganzen Lebenszyklus im unteren Abschnitt des Freiraumes abwickeln.

In mittleren Breiten ist die vertikale Gliederung der Vegetation meist derart streng realisiert, daß jede einzelne Schicht als eine besondere Gemeinschaft bestimmter Lebensformen sich von den andern Schichten abhebt. Ein europäischer Fichtenwald z.B. hat seinen Zwergstrauchunterwuchs (*Vaccinium*-Arten), dessen Blätterschicht ebenso dicht sein kann wie die der Baumkronen. Zwischen den *Vaccinium*-Stämmchen entsteht nahe dem Boden wieder freier Raum, der einer der Erde angepreßten Moosschicht (Arten der Gattungen *Hylocomium, Pleurozium, Rhythidiadelphus* etc.) als „Unterwuchs unter dem Unterwuchs" volle Lebensmöglichkeit bietet.

Derart scharf getrennte Vegetationsschichten sind in den Tropen nur ausnahmsweise zu finden. Vor allem kommt es in Kulturen, bei denen Schattenbäume verwendet werden, gewollt oder ungewollt zu mehreren untereinander liegenden, flächig entwickelten Lebensgemeinschaften. Bei längst aufgegebenen Pflanzungen mit – oberflächlich gesehen – bereits wieder urwaldähnlichem Charakter, verrät der Unterwuchs noch nach vielen Jahrzehnten den menschlichen Eingriff. Auch an der andinen Waldgrenze findet sich manchmal eine Vegetations-Schichtung, die an die des erwähnten Fichtenwaldes erinnert (s. Seite 186).

Die besondere Struktur tropischer Optimalwälder läßt bei ungestörter Entfaltung keine so wohlabgegrenzten Unterwuchsschichten aufkommen. Selbst bei hohem Sonnenstand kommt nur ein winziger Bruchteil des Gesamtlichtes bis auf den Waldboden, und bei schrägem Sonnenstand – schon nach vier Uhr nachmittags – höchstens ein Fünftel dieses Bruchteils. Auch ist die Lichtverteilung so ungleichmäßig, daß der Unterwuchs nicht homogen sein kann. In gemäßigten Zonen hört bei 2% des Sonnenlichtes jeder Unterwuchs auf. Daß in den Tropen bei viel geringeren Lichtmengen, bis 0,5% und weniger, immer noch Pflanzen gedeihen, liegt am hohen Kohlendioxidgehalt und der hohen Feuchtigkeit der untersten Waldschicht. Auch sind tropische Unterwuchspflanzen durch besondere Anpassungen ihrem Mikrostandort zugestimmt. Die Blätter haben hygromorphen Bau, es sind typische Schattenblätter, häufig mit Metamorphosen, um ihre Oberfläche pro Blatt zu vergrößern: Es gibt da Blätter mit Rippelung, Faltung, Vorwölbung (Fig. 60), „Assimilationswarzen", aber auch viele Blätter mit extrem dünnen Spreiten und bunter oder panaschierter Spreite. Die Oberflächenvergrößerung erleichtert den Gaswechsel bei den minimalen Lichtmengen des Standortes. Dagegen ist die Vielfarbigkeit und Panaschierung kaum teleologisch erklärbar. Wie so oft in den Tropen scheint es sich auch hier um die „Erlaubnis" zur Ausbildung idioformer Charaktere zu handeln.

Echte Unterwuchspflanzen des tropischen Optimalwaldes sind Zwergbäume, häufiger Stauden und Kräuter, darunter die hier so typischen Hochkräuter. Holzpflanzen mit basitoner Verzweigung – also Sträucher – spielen eine geringe Rolle.

Unterwuchspflanzen müssen den Wettbewerb mit den Pflanzen der Baumschicht bestehen. Dabei ist ein solcher um das Wasser recht unwahrscheinlich, da die wasserdampfgesättigte Atmosphäre des Waldinterieurs und der wassergesättigte Boden für alle Pflanzen ausreicht. Dagegen ist der Wettbewerb um Nährstoffe und Sauerstoff im Boden und um das Licht mit den Jungpflanzen der Oberschicht stellenweise ohne weiteres zu beobachten: Unter Bäumen mit besonders reich entwickeltem Wurzelsystem, die genügend Licht durchlassen, um eine reiche Unterwuchsschicht zu ermöglichen, fallen ärmliche, niedere Pflanzen auf, obwohl unter anderen Bäumen, die weniger Licht durchlassen, ein dichter Unterwuchs auftritt (Coster 1932-35).

Es gibt in optimumnahen tropischen Feuchtwäldern Tausende von Unterwuchsarten, so daß eine Übersicht sehr erschwert wäre, wenn nicht ein Großteil von ihnen sich auf wenige, ganz bestimmte Familien oder ökologische Gruppen verteilen würde. Im Folgenden sind einige solcher reichlich vertretenen Familien und Gruppen – ohne Anspruch auf Vollständigkeit – angeführt und mit ökologischen Anmerkungen versehen.

Polypodiaceae: Meist bis meterhohe Kräuter und Stauden, deren Wedelfiedern derb und langlebig sind, so daß auf ihnen epiphylle Algen, Flechten und Moose leben. Es fällt auf, daß einige Arten Blattfiedern entwickeln, die verblüffend an den Bau von Dikotylenblättern erinnern (*Tectaria plantaginifolia).*

Cyatheaceae: Die Baumfarne des Unterwuchses leben während der ersten Jahre als stammlose Rosettenpflanzen. Der Stamm bleibt bei den Arten der Optimalwälder meist niedrig, nur in Bergnebelwäldern erreicht er bis 18 m Höhe und damit die Kronenschicht. Im Falle der *Dicksonia* entstehen durch einen dichten Adventivwurzelmantel Stammbasen von Meterdikke und darüber. Neben sehr fein zerteilten Wedelfiedern (*Cyathea* Abb. 27; *Alsophila*) kommen auch einfache, fast lederige Fiedern mit eigentümlich einfacher Nervatur vor (*Hemitelia integrifolia, Amphidesmium blechnioides*).

Cyclanthaceae: Diese südamerikanischen „Kolbenpalmen“ sind im Unterwuchs unserer optimumnahen Wälder eine der häufigsten Hochkrautrosetten. Sie erweisen sich als extreme Schattenpflanzen, die ihre eigenartigen Blütenkolben im Halbdunkel der Waldinterieurs entwickeln, während sie an stark belichteten Waldrändern steril bleiben. Die Lichtstärke, bei der sich Assimilation und Atmung ausgleichen („Kompensationspunkt“, besser: „Kompensationslichtstärke“ Haertel 1959) ist schon bei 170 bis 300 Lux erreicht (Huber 1976)(Abb. 52/18,20).

Palmae: Unter den sonst so lichthungrigen und hochwachsenden Palmen gibt es einige Gattungen, die echte Unterwuchspflanzen entwickelt haben. So *Geonema*- und *Bactris*-Arten in Südamerika, *Eugeissonia* und *Licuala*-Arten in Asien und Afrika. Während die Palmen der Baumschicht Kompensationslichtstärken von oft über 1000 Lux aufweisen, konnte Huber (l.c.) bei *Geonema simplicifrons* Kompensationslichtstärken bis 110 Lux herab feststellen.

Pandanacae: Ähnlich wie die Palmen enthält auch diese Familie Arten mit ganz entgegengesetztem Verhalten. Extremen Lichtholzarten, die zum Beispiel in den asiatischen Mangrovengürteln vorkommen, stehen extreme Schattenpflanzen der tiefsten Urwälder gegenüber. Eine Art bildet sogar im extremen Regenwald Borneos die einzige Unterwuchspflanze des ganzen Bestandes! (Abb. 74/5).

Araceae: Die Araceen bestreiten vor allem die großblättrige Komponente des Unterwuchses. Huber (l.c.) stellte bei ihnen besonders niedrige Kompensationslichtmengen (bis 65 Lux bei *Philodendron*!) fest. Einige Araceen des Unterwuchses bilden nach jahrelangem Speichern von Reservestoffen in Knollenrhizomen wenige, aber zugleich immer größere Blätter, bis schließlich die bis mannshohe Blüte erscheint (*Amorphophallus* in Asien und Australien, *Anchomanes* und *Hydrosme* in Afrika, *Dracontium* in Südamerika)

Theophrastaceae: Als typischer Schopfbaum von nur 1–2 m Höhe im Amazonasgebiet als Bestandteil des Unterwuchses häufig. Die Kompensationslichtstärke liegt im venezolanischen Nebelwald bei 220–260 Lux. In Westafrika entspricht *Phyllobotryum soyauxianum* (eine Flacourtiacee) derselben Lebensform wie unsere amerikanische *Clavija nobilis.*

Monokotyle Hochkräuter: Sie sind als Massenvegetation des Unterwuchses in tropischen Feuchtwäldern aller Kontinente weit verbreitet. Meist bilden sie mehr oder weniger ge-



Abb. 27. *Cyathea caracasana.* Küstenkordillere von Venezuela, 900 m.

schlossene Herden im Mosaik des Unterwuchses. Die Pflanzen sind zwischen 2 und 5 m hoch, in Ausnahmefällen bis 8 m und darüber. Hierher gehören:

Musaceae (Wildbananen, *Ravenala guianensis* – ältere Exemplare verholzend –, *Heliconia* – Arten; in Südafrika auch *Strelitzia*), *Zingiberaceae* (*Hedychium, Zingiber, Elettaria* und *Costus*-Arten).

Dikotyle Hochkräuter: Die am wenigsten homogene Gruppe! *Malvaceae, Melastomaceae, Solanaceae* und viele andere Familien mit typischen Unterwuchsarten gehören zu dieser Gruppe. In den südamerikanischen Tropen sind es vor allem die Hunderte von Arten der *Rubiaceae*, die stellenweise 80% des Unterwuchses bestreiten.

Kleinkräuter und Teppichpflanzen: Zu dieser Gruppe gehören Pflanzen der verschiedensten Familien. *Selaginella*-Arten – einige davon mit dem klassischen Blauglanz als Schattenpflanzen ausgewiesen –, *Acanthaceae, Begoniaceae, Amaranthaceae, Commelianceae, Gesneraceae, Piperaceae* u. a. m. bilden an günstigen Stellen die tiefste Vegetationsschicht der vielstufigen Feuchtwälder. Buntblättrigkeit und Panaschierung, auch silberig blasse Spreiten sind in dieser Gruppe häufig.

Gramineae: Nur wenige Arten vermögen bei so schlechten Lichtverhältnissen zu überleben. Huber (l.c.) erwähnt für den venezolanischen Nebelwald *Periana stenolemma*, mit einem Kompensationslicht von nur 200 Lux. Nach Feldbeobachtungen kann jedoch *Oplismenus hirtellus* noch tieferen Waldschatten vertragen. Die *Bambus*-Arten werden gewöhnlich als Unterwuchs tropischer Feuchtwälder angeführt. In den mir bekannten Fällen trifft das weder in Amerika, noch in Asien zu. Wo Bambusarten in optimumnahen Wäldern im Unterwuchs dominieren, dürfte wohl immer eine Störung durch den Menschen oder eine Naturkatastrophe vorausgegangen sein. Der intakte Urwald optimaler Lagen läßt für Bambusarten zu wenig Licht durch.

Die Gruppe der sogenannten Zimmerpflanzen: Die meisten der im ständigen Schatten der Wohnungen gezogenen Schmuckpflanzen sind ursprünglich Pflanzen des stark beschatteten Unterwuchses der Urwälder: *Aspidistra* (Asien), *Saintpaulia* (Usambaraveilchen, Afrika), *Tradescantia zebrina* (Mittelamerika), *Chlorophytum* (Afrika) können als Beispiele dienen.

Sogenannte Karnivoren: Unter den karnivoren Pflanzen Asiens gibt es schattenliebende Unterwuchspflanzen, die, in einer Moosschicht eingebettet, ihre Tierfallen dicht am Boden offenhalten (Beispiel: *Nepenthes ampullaria*).

Sträucher: Während Kräuter und Stauden unbedingt im Unterwuchs dominieren, sind echte Sträucher im dichten Feuchtwald nicht häufig. Die wenigen Ausnahmen gehören vor allem den Familien der *Melastomaceae*, den *Myrsinaceae, Thymeleaceae* und *Rubiaceae* an.

In den Kakteensteppen mit baumartiger Oberschicht von *Cereus*-Arten (s. lat.) kommen im Unterwuchs niederwüchsige Sukkulente (*Opuntia wentiana, O. caribaea* etc.) und Arten der Familien *Malvaceae, Euphorbiaceae, Caesalpiniaceae* und *Convolvulaceae* vor. Allerdings gedeiht diese Unterwuchsschicht stellenweise auch ohne Sukkulentenbäume und bildet dann eine eigene Pflanzengesellschaft.

In den Savannen dagegen sind die meisten Unterwuchspflanzen obligatorisch an die Horstgrasschicht über ihnen gebunden. In den Savannen der venezolanischen Llanos z. B. wird die Horstgrasschicht durch die graminoide Lebensform zu 95% beherrscht. Vor allem sind es *Trachypogon, Andropogon*- und *Axonopus*-Arten, die zusammen mit anderen Gramineen und einigen Cyperaceen die Horstdekke bilden. Kräuter und Stauden spielen nur eine geringe Rolle.

Ein Blick auf den in Abb. 142 angedeuteten Vegetationsbisekt zeigt den freien Lebensraum am Fuß der graminoiden Horste. Die Pflanzen, die als Unterwuchs

diesen Lebensraum besiedeln, sind meist flach dem Boden aufliegende Rosetten- und Kriechgewächse. Bei *Bulbostylis conifera* ist nur der kurzblättrige Horstteil der Pflanze zum Unterwuchs gehörig, während die fertilen Halme die Oberschicht erreichen. Die typischen Unterwuchspflanzen der genannten Savanne gehören den verschiedensten Familien an, zeigen aber auffallende Konvergenzen in der Anpassung an ihren besonderen Standort: *Euphorbia dioica* und *thymifolia (Euphorbiaceae), Evolvulus sericeus (Convolvulaceae), Borreria suaveolens* und *Richardia scabra (Rubiaceae), Cassia bauhinifolia* und *C. tagera* (*Caesalpiniaceae*) *Pectis carthusianorum* und *swartzianum (Compositae)* und sogar ein Farn *Ophioglossum ellipticum* seien als Beispiele angeführt. Im Falle dieser Savanne gibt es noch eine zweite, tiefere Unterwuchsschicht, die allerdings in der Trockenzeit scheinbar verschwindet: Es ist eine fast geschlossene Algenschicht der Gattung *Rivularia.* Es ist höchstwahrscheinlich, daß diese stickstoffspeichernde Blaualge den Stoffhaushalt der übrigen Savannenpflanzen erleichtert.

Wie in diesem Sonderfall darf auch ganz allgemein angenommen werden, daß die ökologische Rolle der Unterwuchspflanzen in ihrer Gesamtwirkung noch viel zu wenig erforscht ist.

1.1.2 Lebensformen der Tropenpflanzen

Bäume und Lianen, Epiphyten und Würger sind nichts anderes als Beispiele für Lebensformen, aber eben nur Beispiele. Ohne eingehendere Beschäftigung mit der Gesamtheit der in den Tropen wichtigen Lebensformen kann man zu keinem Überblick gelangen.

Unter Lebensform versteht man die Wuchsform einer Pflanze, falls sie Merkmale aufweist, die man als Anpassungen an den Standort werten kann. Die Vorläufer der Lebensformenforschung waren große Reisende: Theophrast von Eresos nach seiner Rückkehr vom Alexanderzug (um 325 v. Chr., publiziert 1854), Humboldt nach seiner Amerikafahrt (bearbeitet um 1850), Warming nach seiner Brasilienreise (um 1900), Grisebach nach seinen Studien in Kleinasien. Für sie alle lag der Lebensformenbegriff nahe, wenn sie die fremdartige Pflanzendecke ihrer Reiseländer mit der ihrer Heimat in Beziehung setzen wollten. Unbekannte Pflanzensippen tauchten auf, aber gewisse Formen, die aus Europa bekannt waren, kehrten immer wieder. Dabei kam es nicht nur zur Aufstellung von Lebensformen, sondern auch zu ihrer umsichtigen Gruppierung. Um 1934 entwickelte der Däne Raunkiaer ein sehr einfaches Lebensformensystem, in dem als Einteilungsgrund der fünf Haupttypen eine einzige Eigenschaft in Betracht gezogen wurde: Die Anpassung der Pflanze an die ungünstige Jahreszeit. Er unterscheidet:

1. *Phanerophyten:* Pflanzen, deren Erneuerungsknospen höher als 25 cm über dem Boden gebildet werden.
2. *Chamaephyten:* Pflanzen, deren Erneuerungsknospen tiefer als 25 cm, aber doch noch etwas oberhalb der Bodenoberfläche liegen und damit im Winter von der Schneedecke vor den tiefsten Freilandtemperaturen geschützt sind.
3. *Hemikryptophyten:* Die Erneuerungsknospen liegen an der Bodenoberfläche.
4. *Kryptophyten:* Die Erneuerungsknospen liegen im Boden.
5. *Therophyten:* Einjährige Pflanzen, die die ungünstige Jahreszeit in Samenform überdauern.

Das System RAUNKIAERS hat sich in höheren Breiten überall bewährt, ist aber für tropische Zonen wenig ergiebig. Gerade bei optimumnaher Vegetation mit ihrem Tageszeitenklima spielt die Jahreszeit keine Rolle; die Erneuerungsknospen sind eher idioform als konform entwickelt worden. Schneeschutz kommt nur in Hochgebirgen und auch da nur während weniger Tage in Frage. Schließlich gibt es Regenwälder, in denen außer Phanerophyten keine andern Raunkiaer-Typen vorkommen, obwohl die Pflanzendecke auch hier aus Arten besteht, die recht verschiedene Anpassungsrichtungen aufweisen, allerdings keine, die auf Überstehen einer ungünstigen Jahreszeit hin entwickelt worden sind. So ist es für eine Vegetationsökologie der Tropen notwendig, eine Reihe für diesen Lebensraum wesentlicher Kategorien zu unterscheiden. Dabei werden als Einteilungsgrund außer der Gestalt und Leistung der Bionten auch die typischen Ausformungen von Morphonten, besonders die der Blätter benutzt. Daß das Gesamtsystem nicht so vereinfacht sein kann, wie das RAUNKIAERS, hängt mit der hohen Diversität und dem Reichtum an Standortstypen der Tropen zusammen.

Ohne Anspruch auf Endgültigkeit wurde die folgende Aufstellung eines tropischen Lebensformensystems versucht und zur Charakteristik der Vegetationstypen als grundlegend angenommen.

1.1.3 System der tropischen Lebensformen

A. Landpflanzen

I. Bäume (Holzpflanzen mit akrotomer Verzweigung, gegliedert in Stamm und Krone).

1. Regenwaldbäume (Pluviiarbores). Immergrüne Bäume ohne echte Laubknospen mit ganzrandigen, kahlen, ± lederigen, meso- bis makrophyllen Blättern; Rinde meist dünn, glatt und hell; Blattwechsel entweder allmählich und damit unmerklich oder nach individuellem Rhythmus – jedenfalls nicht im Zusammenhang mit jahreszeitlichen Klimaschwankungen. Adiaphora häufig.

   Nicht jeder Baum, der im Regenwald wächst, hat diese Merkmale, auch können echte Regenwaldbaumtypen außerhalb der Regenwälder vorkommen, allerdings nie als dominante Bestandteile der Pflanzendecke. Echte Pluviiarbores sind im Artenspiegel der Regenwälder die, unserer Einsicht nach, am besten an ihre Umwelt angepaßten Arten – mehr nicht. Das gilt auch mutatis mutandis für alle folgenden Lebensformtypen.

2. Pseudoregenwaldbäume (Nothopluviiarbores). Immergrüne Bäume ohne echte Laubknospen, jedoch häufig mit Pseudoknospen (s. Seite 76), mit makro- bis mesophyllen, ganzrandigen, lederigen oder krautigen Blättern, die beim Ausschlagen mit einem filzartigen Haarüberzug vor zu starker Verdunstung geschützt sind. Laubwechsel, Blühen und Fruchten mit schwacher Bindung an die Jahreszeit. Adiaphora häufig.

   Wie aus dem Namen und der Begriffsbestimmung hervorgeht, handelt es sich um einen Übergangstyp, der als Kategorie jedoch notwendig einbezogen werden muß, um die extremen Regenwälder von den abgeleiteten unterscheiden zu können (s. Seite 153).

3. Lorbeerbäume (Lauriarbores). Diese Bäume erinnern besonders im Blattbau, oft auch physiognomisch an *Laurus nobilis:* Immergrüne, mit deutlichem Knospenschutz versehene Bäume mit mikro- bis mesophyllen, lederigen oder krautigen – und in diesem Falle meist stark behaarten – ganzrandigen oder gezähnten, oft geteilten Blättern; Rinden der Bäume dunkel und von mittlerer Dicke. Adiaphora selten.

   Lorbeergehölze sind in den eigentlichen Tropen nicht oft anzutreffen, am ehesten in den Grenzgebieten gegen die Subtropen hin, in denen sie ihr Hauptverbreitungsgebiet haben.
4. Trockenkahle Bäume (Arbores aestivae). Blätter nanophyll bis mesophyll, krautig oder häutig, häufig gezähnt und stark zerteilt, vielformig und oft zusammengesetzt; die Blätter werden in der Trockenzeit abgeworfen; manchmal erfolgt gerade dann die Hauptblütenbildung; Rinde von mittlerer Dicke, jedoch durch Korkgewebe und Sklerenchym besonders fest; Knospenschuppen kommen gelegentlich vor; Adiaphora sehr selten.

   Zwischenformen zwischen trockenkahlen und Pseudoregenwaldbäumen sind selten; dagegen kommen Bestände oft vor, in denen beide Lebensformen gemeinsam den Baumbestand bilden. In solchen Fällen entscheidet der höhere Prozentsatz an der einen oder anderen Form, wie der Wald als Ganzes eingeschätzt wird.
5. Akazienartige Bäume (Acaciaearbores). Blätter mikro-, nanophyll, krautig oder häutig, meist fein gezähnt, fast immer zusammengesetzt, in der Trockenzeit fehlend; Blühperiode während der Regenzeit; Neigung zu basitoner Verzweigung, Äste der Krone trichterförmig auseinanderstrebend, die obersten Zweige eine flache Decke bildend, Rinde hart, aber nicht oft dick verkorkt, Stacheln und Dornen häufig; manchmal in der Trockenzeit grün. Adiaphora fehlend. Entweder Akazien oder andere Leguminosen oder, wenn anderen Sippen angehörend, der Form nach an Akazien erinnernd.
6. Hartlaubbäume (Duriarbores). Immergrüne Bäume mit sklerenchymatischen, harten, schuppenförmigen bis nanophyllen, oft am Rande scharf gezähnten oder bedornten Blättern, Adiaphora fehlen.
7. Sukkulente Bäume (Succulentiarbores). Bäume mit blattlosen oder nur mit Blattrudimenten versehenen, grünen Stämmen; Stamm und (oder) Äste sukkulent; Rinde immer stark verkorkt, Dornen fast immer reichlich vorhanden; Adiaphora fehlen.

   In Beständen, in denen die genannten Lebensformen von Bäumen dominieren, kommen manchmal Bäume vor, die in den 7 Formengruppen nicht unterzubringen sind. Zum Beispiel Schopf-, Zwerg- und Tonnenbäume sowie andere Sonderformen. In solchen Fällen erfolgt die Zuteilung zu einer der sieben Gruppen nach dem Charakter der Blätter.

II. Sträucher (Arbusta). Holzpflanzen mit basitoner Verzweigung.

8. Eupluviiarbusta, Regenwaldsträucher.
9. Pseudoregenwaldsträucher (Nothopluviiarbusta).
10. Lorbeersträucher (Lauriarbusta).
11. Trockenkahle Sträucher (Arbusta aestiva).

12. Akaziensträucher (Acaciae-Arbusta).
13. Hartlaubsträucher (Duriarbusta).
14. Sukkulente Sträucher (Succulentiarbusta).
    Die Gruppen 8–14 entsprechen den sieben Baumformgruppen. Da reine Bestände nur selten sind, werden sie bei der Feldforschung meist nur als Beimischung – allerdings ökologisch sehr bezeichnender Art – vermerkt werden.
15. Zwergsträucher (Naniarbusta) – Sträucher, die in oder nur ganz wenig über der Feldschicht wachsen, häufig in geschlossenen Beständen, besonders in höheren Lagen über dem Meere.
16. Polstersträucher (Pulviniiarbusta). Sträucher, die sich zu gewölbten bis halbkugeligen Bestandesinseln zusammenschließen, oder auch als Einzelpflanzen derartige geschlossene Formen bilden, bei denen die assimilierenden Triebe die Oberfläche und die radialverzweigten Äste das Innere des gerundeten Vegetationskörpers bilden.

III. Stauden (Suffrutices). Vorwiegend krautige Pflanzen mit verholzten Basalteilen und sehr verschiedener Verzweigungsart.

17. Immergrüne Stauden (Suffrutices perennes).
18. Trockenkahle Stauden (Suffrutices aestivae).
19. Zwergstauden (Nanosuffrutices).
20. Polsterstauden (Pulviniisuffrutices).

IV. Halmpflanzen (Culmi). Graminoide Pflanzen mit Nodien und Internodien.

21. Riesenrohre (Megaculmi): Verholzte, hochwüchsige Halmpflanzen, wie *Bambusa vulgaris* (bis 15 m) und *Dendrocalamus giganteus* (bis 30 m hoch, palaeotropisch).
22. Bambusillo (Mesoculmi). Verholzte, kleinwüchsige (0,5–8 m hoch) Bambusarten und verwandte Gewächse. Der „deutsche" Name ist als Lehnwort dem lateinamerikanischen Sprachgebrauch entnommen.
23. Rasenpflanzen (Caespiticulmi). Krautige oder staudenartige, graminoide Pflanzen, die flache Rasen bilden (z.B. Gramineen, Cyperaceen, Eriocaulaceen etc.)
24. Horstgräser (Fasciculmi). Graminoide Pflanzen, deren Halme und Blattspreiten deutlich abgegrenzte Horste bilden. Hierher gehören die meisten Savannengräser.
25. Einjährige Halmpflanzen (Teroculmi).

V. Luftkräuter (Aeroherbae). Kräuter, deren Erneuerungs- und (oder) Speicherorgane sich oberhalb des Bodens entfalten.

26. Riesenkräuter (Altiherbosae). Kräuter, die baum- oder strauchartig wachsen und die Feldschicht bedeutend überragen. Beispiele: Banane, viele *Zingiberaceae*, Heliconien etc.
27. Blattpflanzen (Herbae). Kräuter im engeren Sinne.
28. Teppichkräuter (Tapetiherbae). Der Unterlage fest angedrückte, flache „Teppiche".
29. Polsterkräuter (Pulviniiherbae).
30. Fettkräuter (Succulentiherbae). Kräuter mit wasserspeichernden Organen.

VI. Erdkräuter (Geophyta) Kräuter mit unterirdischen Speicher- und (oder) Erneuerungsorganen.
31. Erdstammkräuter (Mesogeoherbae). Geophyten der Feldschicht.
32. Erdteppichkräuter (Nanogeoherbae). Geophyten, die dem Substrat dicht aufliegen.
33. Pulviniigeoherbae (Erdpolsterkräuter).

VII. 34. Einjährige Kräuter (Therophyta).

VIII. Kletterpflanzen (Lianae). Pflanzen, die im oder am Boden keimen und dann für den Aufwuchs Stützpflanzen brauchen. Je nach den Kletterorganen lassen sich Wurzel-, Spreiz-, Winden- und Rankenkletterer unterscheiden. Bei Fehlen der Stützpflanzen und gleichzeitiger Ausschaltung der Konkurrenz der übrigen Waldpflanzen können die Lianen das Substrat wuchernd überwachsen und Terrain verunkrauten, ja die Erneuerung des Waldes für lange Zeit verhindern (s. Seite 145.) Die Einteilung der Lianen folgt denselben Grundsätzen wie die der Bäume, Sträucher und Stauden:
35. Immergrüne, verholzte Lianen (Lignolianae perennae).
36. Trockenkahle, verholzte Lianen (Lignolianae aestivae).
37. Immergrüne Krautlianen (Herbolianae pernennae).
38. Trockenkahle Krautlianen (Herbolianae aestivae).

IX. 39. Temporallianen (Halbepiphyten). Pflanzen, die ihren Lebensanfang als Lianen beginnen und nach Absterben der basalen Teile als Epiphyten weiterleben oder umgekehrt als Epiphyten aufwachsen und nachträglich durch den Boden erreichende Wurzeln und Wurzelstämme zu Lianen werden, auch Semiepiphyta genannt (z. B. *Araceae, Guttiferae, Moraceae* etc.). Zu den Temporallianen gehören auch die sog. Würger (s. Seite 39).

X. Epiphyten (Epiphyta). Pflanzen, die auf Trägerpflanzen wachsen, ohne sich in ihren Nährstoffwechsel einzuschalten.
40. Verholzte Epiphyten (Lignoepiphyta).
41. Krautlianen (Herboepiphyta)
42. Speicherepiphyten (Tuberculiepiphyta). „Überpflanzen" mit speichernden Knollen.
43. Trichterepiphyten (Infundibiliepiphyta). Durch die trichterförmige Anordnung der Blattrosette werden Humusmengen (z. B. beim Nestfarn, *Asplenium nidus-avis*) oder Wasser aufgefangen und gespeichert (z. B. bei allen „Zisternenpflanzen" *Bromelia, Tillandsia* etc.).

XI. 44. Saprophyten (Saprophyta). Pflanzen, die sich durch totes organisches Material ernähren.

XII. 45. Halbschmarotzer (Semiparasitae). Pflanzen, die ihren Kohlenstoffhaushalt durch grüne Blätter oder Stämme besorgen, jedoch ihren Wasser- und Nährstoffhaushalt ihren Wirtspflanzen entnehmen.

XIII. 46. Schmarotzer (Parasitae).

XIV. 47. Haftpflanzen (Adnatae). Vorwiegend kryptogamische Pflanzen, die der Unterlage direkt aufliegen.

XV. 48. Innenpflanzen (Innatae). Pflanzen, die im Innern von andern Organismen oder unter dem Boden oder im Gestein eingesenkt ihren Lebenszyklus abwickeln.

Die meisten der hier postulierten 48 Lebensformen sind bereits von anderen Autoren (GAMS 1918, DU RIETZ 1931, GINZBERGER 1939, TROLL 1958) definiert worden. Die hier versuchte Zusammenstellung entspricht vor allem den Bedürfnissen der tropischen Vegetationsforschung (VARESCHI 1966).

1.1.4 Lebensformenspektren

Eine Übersicht des Anteils der verschiedenen Lebensformen am Aufbau der Vegetationsdecke ergibt ein aufschlußreiches Charakteristikum. Diese Übersicht, das „Lebensformenspektrum", macht nicht nur die Physiognomie des Bestandes anschaulich, sondern läßt auch Schlüsse auf Standortsfaktoren und ganz generell auf biologische Eigenarten des ganzen Ökosystems zu. Außerdem steht die Mannigfaltigkeit der Lebensformen in enger Beziehung zu jenem Vegetationsmerkmal, das in den Tropen für die Einstufung der Vegetation am wichtigsten ist: zu ihrer *Diversität.*

Je nach dem Vegetationstyp und der Absicht der Darstellung wird das Spektrum aus Gründen der Übersicht und Semantik nur jene Lebensformengruppen anführen, die zur ökologischen Erhellung am geeignetsten sind. Oft genügen die Hauptgruppen I – XV, oft eine Zusammenstellung einiger der 48 Untergruppen. Auch Lebensformen können – wie Arten („Differenzialarten" nach BRAUN-BLANQUET 1964) zur Differenzierung der Vegetation dienen.

Viele zunächst als „tropisch" empfundene Lebensformen dringen gelegentlich auch in höhere Breiten vor. Die Lebensformen*spektren* dagegen sind in verschiedenen geographischen Breiten deutlich voneinander unterscheidbar, ebenso deutlich, wie die verschiedenen Physiognomien der Vegetation, die letztendlich ja auf den jeweiligen Lebensformenzusammenstellungen beruhen.

Da der Lebensformbegriff sich nicht nur auf das Erscheinungsbild als Ganzes stützt, sondern auch bereits Merkmale der Morphonten (Einzelorgane) berücksichtigt, leitet seine Behandlung sinngemäß zum folgenden Abschnitt über.

1.1.5 Die Einzelorgane (pflanzliche Morphonten)

Pflanzenindividuen, die in allen wesentlichen Merkmalen miteinander übereinstimmen, gehören zur selben Art. Dabei hängt es vom Beobachter ab, was er als „wesentlich" gelten läßt. Vor allem wird er dabei jene Merkmale hervorheben, die auf phylogenetische Beziehungen des Pflanzenindividuums hinweisen. Von den feinsten anatomischen Strukturen im Bau der Chromosomen bis zu den serodiagnostischen Eigenheiten der pflanzlichen Eiweiße gibt es eine Vielzahl von solchen brauchbaren Merkmalen. In der Praxis freilich liefert der Formvergleich von Blüte und Frucht die am häufigsten als wesentlich anerkannten Merkmale.

Die Formen der *vegetativen* Organe dagegen haben für den Systematiker nur einen geringen Stellenwert, sind aber gerade für den Ökologen ausschlaggebend. Der Zugriff der Umwelteinflüsse ist bei ihnen viel intensiver als bei den generativen Organen. Die Beschaffenheit der Abschlußgewebe (Rinden etc.), der Wurzeln, der Knospen und ganz besonders der Blätter muß – wenn die Pflanze überleben soll – auf die Umwelt abgestimmt sein.

Ist diese Umwelt optimal, also formentolerant, so steht die Möglichkeit offen, eine große Formendiversität zu entwickeln. In diesem Falle sind die vielseitigsten

Organmutationen – als Adiaphora – „erlaubt“. Je pessimaler die Umwelt, um so stärker wird das Spiel der Mutation behindert, um so geringer die Zahl der gerade noch tragbaren Organformen.

Für den Systematiker werden auch die Merkmale der vegetativen Organe auf seine Grundeinheit, die Art, bezogen. Da ihre Variabilität groß ist, kommt es meist nur zu statistischen Angaben, etwa: Blattgröße zwischen 10 und 50 cm, oder Blättchenzahl pro zusammengesetztem Blatt 40–130 etc. *Der Ökologe jedoch bezieht die vegetativen Merkmale absichtlich nicht auf die Art, sondern auf den Lebensort, den Biotop.* Gerade wenn systematisch nicht verwandte Arten dieselben vegetativen Organformen entwickeln, also konforme Merkmale aufweisen, gerade wenn Angehörige verschiedenster Familien unter dem Zwang der Umwelt einen hohen Konvergenzgrad der Organe zeigen, findet der Ökologe die überzeugendsten Antworten auf seine Frage nach der Beziehung zwischen Pflanzendecke und Biotop.

Aber auch wenn Arten ein und derselben Familie innerhalb eines einzigen Biotops sehr verschiedene Wuchsformen der Organe aufzeigen, ist ein ökologisch aufschlußreiches Faktum gegeben. Wenn z. B. in einem tropischen Wald Angehörige der Familie der Araliaceen nebeneinander als Bäume, als Sträucher, als Lianen, als Epiphyten und Bodenkräuter, als Rhizom-, als Knollen- oder Herzwurzler (s. Seite 64) auftreten, darf man mit Sicherheit auf einen toleranten, also optimalen Standort schließen. Wenn dagegen an der oberen Waldgrenze dieselbe Familie nur mehr durch die einzige Lebensform „Baum“ vertreten ist, so weiß man, daß ausmerzende Kräfte pessimumnaher Bedingungen am Werke waren. Im allgemeinen kann und soll man also bei ökologischen Fragestellungen die Merkmale der Organe ohne Rücksicht auf den Artenspiegel der Pflanzendecke verwerten; ein Verfahren, an das sich der eingefleischte Systematiker nur schwer gewöhnen kann.

Freilich gilt auch hier eine wichtige Einschränkung: Die Trennung von generativen und vegetativen Organen deckt sich nicht völlig mit der in idioforme und konforme Organe! Auch Blüten und Früchte sind den Umwelteinflüssen unterworfen, wenn auch nicht so weitgehend wie etwa die Blätter. Auch Merkmale des Blütenbaues können unter Umständen ökologischen Zeigerwert haben. Deshalb sind auch in der folgenden Auswahl ökologisch wichtiger Morphonten nicht nur rein vegetative Organe angeführt.

Rinden

Jenseits der Wendekreise genügen die primären und sekundären Abschlußgewebe nur ausnahmsweise, um den Stamm der Bäume zu schützen. Es bilden sich meist starke tertiäre Schutzschichten, die von besonderen Korkkambien ausgehen. Hand in Hand damit kommt es zu einer stärkeren Isolierung von den atmosphärischen Sauerstoffquellen, die offensichtlich bei der relativ guten Durchlüftung der extratropischen Böden nicht schädlich wirkt. Die Rinde wird zur Borke, der Stamm erscheint meist dunkel und rauh strukturiert.

Auch im Tropengürtel kommen solche tertiären Abschlußgewebe vor; freilich vor allem bei pessimumnahen Bedingungen: Langdauernde Trockenzeiten, das im Hochgebirge auch hier unwirtliche Klima, das Gebläse von Reibsand in Meeresnähe und Einzelwuchs von Bäumen in brandbedrohten Savannen fordern ähnliche Borkenformen heraus, wie sie aus gemäßigten und kalten Zonen bekannt sind.

Je mehr sich der tropische Biotop jedoch den hier möglichen Optima nähert, um so häufiger erscheint jene Rindenstruktur, die man als „typisch tropisch" zu bezeichnen pflegt: Die Rinden sind dünn und weißlich gefärbt, ihr Dickenwachstum ist gehemmt, das Flächenwachstum dagegen gefördert. Die Existenz mächtiger, langsam wachsender Borken würde ja auch mit dem enorm gesteigerten sekundären Dickenwachstum der Tropenbäume (– bis zu 6 cm Durchmesserzuwachs im Jahr und mehr!) nicht zusammenstimmen.

Der Gasaustausch mit der umgebenden Lufthülle ist sowohl bei dicken wie bei dünnen Rinden durch Rindenunterbrechungen aller Art gewährleistet. Es fällt jedoch auf, daß Holzarten der Optimalwälder viel mehr und viel mannigfaltigere Einrichtungen zum Gasaustausch haben als im extratropischen Bereich: Rindenporen aller Art, nicht nur in der üblichen Form der Lentizellen, sondern als luftführende Korkwarzen, Stacheln und Wucherungen aller Art kommen vor. Außerdem ist es bezeichnend, daß sich diese Organe an den Stämmen, an den Stützwurzeln und Luftwurzeln gegen den Boden zu häufen. Die Bedeutung dieser Beobachtung wird in Zusammenhang mit den Eigenheiten der tropischen Wurzeln behandelt werden.

Pflanzenfamilien, die viele Arten zur Flora der Optimalwälder beisteuern – wie etwa die *Rubiaceae* – zeigen fast durchweg dünne, lentizellenreiche Rinden. Es ist kein Zufall, daß eine Ausnahme, die Rubiacee *Alseis yucatanensis*, eine grobe, 1–2 cm dicke Rinde bildet: Ihr Standort liegt schon nahe der Nordgrenze der Tropenzone und die edaphischen und klimatischen Umweltbedingungen sind durchaus nicht optimal. Einen ähnlichen Fall beschreibt WALTER (1973) aus Afrika: Die dünnrindige Ochnacee *Lophira procera* der Regenwälder steht ökologisch und der Rindenmorphologie nach in schroffem Gegensatz zu der nahe verwandten *Lophira alata*, die grobrindig ist und in offenen Savannen wächst.

Beim Überfliegen optimaler tropischer Feuchtwälder charakterisieren die leuchtend weißen Stämme die verschiedensten Waldtypen. Ältere Autoren vermuten, daß die hellen Farbtöne den dicht darunter liegenden Kambiumzylinder vor zu starker Erhitzung schützen könnten. „Unwillkürlich", schreibt HABERLANDT (1893) „vergleicht man dieses helle Rindenkleid mit dem eigenen weißen Tropenanzug." Meine Messungen mit bis zum Kambiumring eingesenkten Thermoelementen ergaben jedoch bei mehreren Versuchen mit künstlich schwarzgefärbter Rinde von an sich hellrindigen Bäumen keine ins Gewicht fallenden thermischen Unterschiede.

Sieht man vom Vergleich extratropischer mit tropischen Rinden ab, um diese selbst untereinander zu vergleichen, so kommt man zu überraschenden Ergebnissen: Zu einer enormen Diversität in morphologischer und anatomischer Hinsicht! PENNINGTON und SARUTHAN (1968) untersuchten 142 Baumarten des tropischen Tieflandes von Mexiko. Es ergab sich eine mittlere Dicke der Rinden von 12,25 mm. Die Extreme lagen bei 1 mm und 50 mm. FOXWORTHY (1927), der ähnliche Messungen im malayischen Tieflandswald durchführte, kam zu ähnlichen, jedoch etwas weniger streuenden Werten: Mittel: 10 mm, Minimum: 4 mm, Maximum: 25 mm. Nach den Zahlen des mexikanischen Beispiels ergab eine Untersuchung (VARESCHI) eine Varianz von $\delta = 6{,}237$ mm und einen Varianzkoeffizienten von 51%! Diese große Schwankungsbreite hinsichtlich der Dicke der Rinden wird noch von der ihrer inneren Strukturen überboten. ROTH (unveröff.) fand nach mündlicher Mitteilung, daß in einem feuchtheißen Waldbestand der Guayana von

Venezuela die Diversität in anatomischer Hinsicht außerordentlich groß war. Genaueres in der demnächst zu erwartenden Publikation!

Zusammenfassend ergibt sich, daß zwischen tropischen und extratropischen Rinden zwar gewisse Unterschiede bestehen, daß jedoch der eigentlich hervorstechende Charakter der ersteren in ihrer enormen, morphologischen und anatomischen Diversität gegeben ist.

Wurzeln (s. Tafel 5 gegenüber Seite 112)
Der endogene Ursprung und die Blattlosigkeit sind in Zweifelsfällen entscheidend, ob ein Morphont als Wurzel anzusprechen ist oder nicht. Solche Zweifel sind allerdings in den kälteren Zonen der Erde kaum zu erwarten. Das freiere Formenspiel der tropischen Morphonten macht es jedoch oft notwendig, die genannten beiden Merkmale für die Begriffsbestimmung nachzuprüfen.

Es gibt Blätter, die nicht nur äußerlich eine Wurzelform nachahmen, sondern auch ihre Funktion ausüben *(Salvinia)*; es gibt Wurzeln, die als flache und chlorophyllführende Organe die Blattfunktionen derart ausreichend übernommen haben, daß es überhaupt kaum mehr zur Entwicklung echter Blätter kommt (die Orchideen *Taeniophyllum* in Asien und Australien und mehrere *Campylocentrum*-Arten in Amerika, *Polyrrhiza* in Westindien); es gibt Wurzeln, die in Form von Haftscheiben die Funktion des Stammes übernehmen *(Podostemonaceae)*; und es gibt Pflanzen, bei denen ein exogen entstandenes taschenförmiges Blatt wie ein Blumentopf endogene Wurzelorgane beherbergt *(Dischidia)*.



Abb. 28. Speicherwurzeln (Rhizome) ermöglichen ein rasches Austreiben der Sprosse und damit große Wettbewerbskraft. Zu den *Bambuseae* gehörige Gattung des Casiquiare-Ufers.

Erdweit sind jene Metamorphosen der Wurzel verbreitet, die in Zusammenhang mit physiologischen Sonderaufgaben stehen: Speicherwurzeln (Abb. 28), Stützwurzeln, Nestwurzeln (Humussammler!), Haftwurzeln, Atemwurzeln, Kletterwurzeln, Luftwurzeln und stammbildende Wurzeln. Je nach der von der Umwelt gestellten Forderung kommt es zu besonderen Wuchsstoffverteilungen und geotropischen Umstimmungen, die das Thema „Wurzel" immer wieder neu abwandeln.

Schließlich gibt es im subtropischen Peru erdbewohnende Bromeliaceen, die überhaupt keine Wurzeln haben. Die Zisternenpflanzen *Tillandsia purpurea* und *T. latifolia* sind hier nur auf den Tau und den durch den kalten Humboldtstrom aus der Arktis verursachten Bodennebel angewiesen. Es vergehen Jahre ohne einen einzigen Millimeter Niederschlag in Regenform. Die Fixierung am Standort erfolgt durch Verschränkung der Blattrosetten untereinander, so daß hektargroße verwebte Teppiche entstehen, die nichts am Boden hält als ihre eigene Schwere. Die Wurzellosigkeit bei Epiphyten kommt gerade in den Tropen und Subtropen häufig vor – das bekannteste Beispiel ist die Bromeliacee *Tillandsia usneoides*, die weder Wurzeln noch Blätter hat, da alle Aufgaben des Stoffhaushalts und der Befestigung von den schuppenbesetzten Sprossen übernommen wurden.

Um das typisch Tropische im Formenreichtum der Wurzeln zu erkennen, sind zwei Begriffe vorauszusetzen: Das *Wurzelsystem* als Gesamtheit aller Wurzeln einer Pflanze und der *Wurzelraum* (Rhizosphäre), als jenen Umweltausschnitt, den dieses Wurzelsystem einnimmt.

Man unterscheidet extensive und intensive Wurzelsysteme. Das extensive Wurzelsystem besteht in der ganz lockeren Durchwurzelung vieler Tonnen Erdreichs. Dabei kommt es darauf an, die im Bodenraum weit verteilten hygroskopischen Wasserreserven zu erreichen. Das typische Beispiel gibt *Curatella americana*, die auf Seite 249 behandelt wird. Während der Umriß der extensiven Wurzelsysteme ohne bestimmte Form ist, haben die intensiven meist recht charakteristische Umrisse: Man spricht von „Herzwurzelsystem", wenn um ein besonders dichtes Zentrum ein verzweigtes, aber geballtes Wurzelwerk ausgebildet wird. Die Wurzelballen unter Horstgräsern geben ein typisches Beispiel; auch die mancher Palmen. Es gibt auch fächerförmig oder in einem bestimmten Horizont flach ausgebreitete intensive Wurzelsysteme, wie sie besonders im tropischen Feuchtwald zu finden sind.

Tafel 3

Oben links: Früchte der Guttifere *Clusia multiflora* (Copeybaum). Im Bild oben eine offene Kapsel mit den auffallend gefärbten Samen (Verbreitung durch Vögel!), darunter noch intakte Früchte (Foto Weidmann).
Oben rechts: Sammelblüte von *Brownea grandiceps*, die als typische Kolibriblüte gilt, der Beobachtung nach aber hauptsächlich von Bienen und kleinen Fliegen bestäubt wird.
Unten links: Antagonismus von Laub- und Blühphase bei der Bignoniacee *Tabebuia chrysantha* (Foto Weidmann).
Unten rechts: Páramo-Vegetation am Fuß des Pico Bolivar (5007 m). Oberste Region fast pflanzenlos, darunter Moränenhänge mit einem Mosaik von hochandiner Vegetation. Im Vordergrund bei 3500 m *Espeletia schultzii* und *Senecio formosos* (letztere mit den violetten Blüten).



Ähnlich wie beim Morphont Rinde zeigt auch die Wurzel ihr typisch tropisches Charakteristikum am deutlichsten im Bereich der feuchtwarmen Wälder. Fast die einzigen ökologischen Faktoren, die dort nicht optimal, ja sogar rücksichtslos lebenserschwerend wirken, sind gewisse Bodenfaktoren. Von ihnen ausgehend wird z.B. die Existenz der riesigen Bretterwurzelteller vieler Urwaldbäume verständlich. Man liest immer wieder, daß Bretterwurzeln die Funktion haben, den Baum abzustützen und übersieht, daß es sich dabei um einen nebensächlichen, höchstens manchmal nützlichen Effekt handelt, da ja im dichten Urwald einzelne Bäume nur, wenn sie überaltert sind, vom Windwurf bedroht sind. Die wirkliche Bedeutung der Brettwurzeln (Abb. 29) liegt – ganz wörtlich genommen – tiefer.

Rawitscher hat schon 1946 auf die außerordentliche Tiefe der Gesteinszersetzung und somit auf die enorme Mächtigkeit der Bodenprofile in den feuchten Tropen hingewiesen. In Äquatornähe ist die Distanz zwischen Bodenoberfläche und Gesteinsunterlage oft 20–40 m! Aber diese gewaltigen edaphischen Massen sind für die Pflanzendecke zum größten Teil wertlos. Als Wasserreservoir deshalb, weil die Böden nach unten zu immer durchlässiger werden, so daß sich das Grundwasser erst in Tiefen staut, die von den Wurzeln nicht mehr erreicht werden; als Nährstoffreservoir sind sie von nur bedingtem Wert, weil die tropischen Silikatböden nur eine geringe Absorptionskraft haben, also nur wenig brauchbare Ionen für die Wurzeln bereit halten – je tiefer, desto weniger! Entscheidender als diese beiden Faktoren ist jedoch die Zuschlämmung des Bodens durch die häufigen Regengüsse.

Da alle Wurzeln atmen und dazu noch atmungsaktive Mikroorganismen dauernd Sauerstoff verbrauchen, ist der Gashaushalt des Bodens ein Faktor – sehr oft sogar ein Minimumfaktor im Sinne Justus von Liebigs –, der viel entscheidender ist, als man bisher anzunehmen pflegte.

Wie sieht es nun mit dem Sauerstoffnachschub aus? Bei der in groben Zügen gehandhabten Antwort auf diese Frage stütze ich mich auf Geisler (1967) und einen Teil der von ihm zitierten 168 Quellenwerke.

Durch Staunässe sind die Poren des Oberbodens mit Wasser gefüllt. Schwankungen der Temperatur, des Luftdrucks und der Einfluß des Windes bringen den Gasaustausch nur unwesentlich in Schwung: Nur 2% des Gaswechsels im Boden sind auf diese Faktoren zurückzuführen.

Tafel 4

Wolkenwald von Rancho Grande, 980 m (Venezuela): Durch den Zusammenbruch eines überalterten Baumriesen erscheint der Wald relativ offen. Im Vordergrund (von links nach rechts): *Heliconia-* und *Cyclanthus-Blätter*; Moosbelag auf vermodernden Stämmen (der Boden selbst bleibt ohne Moose und Flechten!); Rubiaceen- und Araceenunterwuchs. Im Hintergrund die Kronen von Stämmen, deren Wurzelort infolge der Handlage viel tiefer zu denken ist. Auf ihnen als Epiphyten erkennbar: *Philodendron-, Cyclanthus bipartitus-*Blätter, Bromeliaceen und Farne.

Der Anteil am Gaswechsel des Bodens, der auf den im Regenwasser gelösten Sauerstoff zurückgeführt werden kann, wird auf 8% geschätzt (ROMELL 1922). So ist dann also 90% des Gasaustausches im Boden auf Diffusion zurückzuführen. Die Diffusionsgeschwindigkeit hängt ihrerseits wieder vom Wassergehalt des Bodens ab. Nach TAYLOR (1950) diffundiert 7,45% Sauerstoff durch einen Lehmboden, wenn der Wassergehalt in Volumprozenten nur 1,4% ist. Ist in demselben Boden der Wassergehalt jedoch 37,5%, so diffundiert nur 0,21% hindurch. So ist es verständlich, wenn wir für tropische Feuchtwälder das ganze Jahr hindurch nur wenig Sauerstoff im Boden erwarten dürfen. Denkt man an die gewaltigen Massen der oberirdischen Pflanzenteile, denen ja ein entsprechend oberflächenaktives Wurzelsystem entsprechen muß, so wird man den rapiden Sauerstoffverbrauch im Boden richtig einschätzen. Dazu kommt, daß mit diesem Sauerstoffverbrauch eine Zunahme des Kohlendioxyds im Boden gekoppelt ist.

Wie wirkt sich diese desäquilibrierte Gasmischung im Boden auf die Wurzeln aus?

Zunächst wird das Längenwachstum der Wurzeln gehemmt und die Bildung von kleinen Seitenwurzeln gefördert. Unterhalb 3% O_2 hört die Wurzel auf zu wachsen und bei nur 1% kommt es sogar zu Gewichtsverlusten (GEISLER 1967).



Abb. 29. Wurzelsystem einer vom Wind geworfenen *Ceiba pentandra.* Die „Bretter" der oberirdischen Wurzeln setzen sich im Boden nicht fort; statt ihrer entstehen Hunderte von rübenförmigen senkrechten und nur bis 60 cm langen Wurzeln, von denen aus die eigentlichen Nährwurzeln waagrecht ausstrahlen. Die letzteren sind nicht mehr vorhanden.

Trotzdem zeigt die Feldforschung, daß in sehr sauerstoffarmen Böden noch lebendige Wurzeln gefunden werden. CANNON (1932) u.a. haben nachgewiesen, daß es außer der exogenen Sauerstoffversorgung noch eine endogene gibt: Ein Teil des beim Metabolismus der oberirdischen Organe anfallenden Sauerstoffs wird durch die Interzellularen und durch den Stoffwechsel zwischen den Zellen nach den Wurzeln hinabgeleitet. Je dürftiger die Sauerstoffversorgung im Boden ist, desto wichtiger wird dieser endogene Gasaustausch. In den Wurzeln selbst kollabieren bei Sauerstoffmangel ganze Zellpartien, so daß sich die Interzellularen erweitern können und die Sauerstoffzufuhr von oben her begünstigen. Die bereits erwähnte Häufung der Rindenporen gegen den Stammgrund der Bäume der optimalen Feuchtwälder wirkt im gleichen Sinne. Dabei ist es wichtig, daß der Weg, den die Gase in den Pflanzengeweben zurücklegen müssen, so kurz als möglich ist. Alle diese Anforderungen werden nun durch das Brettwurzelsystem in geradezu idealer Weise erfüllt. Abb. 30 zeigt Brettwurzeln der *Ceiba pentandra*. Der oberirdische Teil bildet bei kleinem Volumen große durch die Rindenporen luftabsorbierende Flächen. Diese „Bretter" setzen sich jedoch im Boden nicht fort! Direkt unter der Oberfläche verwandeln sie sich in eine kammartige Reihe von kurzen, senkrechten, meist rübenförmigen Hauptwurzeln. Von diesen geht nun –



Abb. 30. Durch einen Sturm aus dem Boden gerissene *Ceiba pentandra* (Kapokbaum). A. der bauchig verdickte Stammteil, B. zwei Bretterwurzeln, C. die Verzweigung der Bretterwurzeln unter der ehemaligen Bodenoberfläche.

ebenfalls rechtwinklig – ein Netz von feinen und feinsten Seitenwurzeln aus. In nur 10–30 cm Tiefe entsteht so ein dichter Wurzelfilz, der den Boden durchwirkt und dessen Flächenausdehnung der weiten oberirdischen Reichweite der Brettwurzelstrahlen entspricht.

Da nun außer den Brettwurzelbäumen auch alle andern Waldpflanzen solch optimumnaher Feuchtwälder durch den Sauerstoffmangel ein geringes Längenwachstum der Wurzeln und ein intensives Seitenwurzelsystem zeigen, gelangen ihre Wurzelsysteme ebenfalls über den Hauptwurzelraum dicht unter der Bodenoberfläche nicht hinaus. So bildet die Rhizosphäre der feuchten Urwälder eine filterdichte Schicht, über einer viele Meter dicken Schicht von kaum durchwurzeltem sterilen Unterboden. Was durch Laubzersetzung an freigesetzten Nährstoffionen im Boden vorkommt, wird von dieser dünnen, aber dichten Wurzelfilterschicht absorbiert und damit wieder in den Nährstoffkreislauf der Pflanzendecke eingeschaltet. Aus alledem folgt, daß das Wurzelsystem des tropischen Feuchtwaldes trotz der großen flächenhaften Ausdehnung als ein intensives zu werten ist.



Abb. 31. Wurzelsystem einer Apocynacee (*Maloetia glandulifera*): Sauerstoff- und Nährstoffmangel der tieferen Bodenschichten erzwingen die oberflächennahe Verzweigung.

Das extensive Wurzelsystem der Savannenbäume dagegen entwickelt sich tief unter der Schicht der Gramineen, ausgreifend auf einen riesigen Wurzelraum, in dem die Wurzeln nirgends dicht verfilzt sind. Auch in den Wüsten sind solche extensiven Wurzelsysteme häufig und hier nicht nur bei Holzpflanzen, sondern auch bei Stauden und Kräutern. In den Mangrovengürteln der tropischen Meeresstrände ist der Sauerstoffmangel des Schlicks ein entscheidender Faktor. Derart entscheidend, daß man die verschiedenen Vegetationstypen von den Wurzelformen ablesen kann (Abb. 113). Im tropischen Hochgebirge endlich wird die Wurzelform vom jeweiligen Kleinstandort bestimmt und nähert sich damit stark den Wurzelformen der gemäßigten und kalten Zonen.

Blüten (s. Tafel 3 gegenüber Seite 64)
Schon bei den kryptogamen Vorläufern der Samenpflanzen kommt es zu einer Arbeitsteilung zwischen vegetativen und fertilen Blättern – man denke etwa an die Sporophylle des europäischen *Blechnum spicant.* Dabei ist es ein und dieselbe Sproßanlage, die entweder raschwüchsige Assimilationsorgane oder jene Organe begrenzten Wachstums, die wir Blüten nennen, hervorbringen kann. Die Entscheidung, welche Organart von einem meristematischen Gewebe gerade entfaltet werden soll, ist artspezifisch, hängt aber auch von Umweltfaktoren ab. Der Blütenbildung geht immer eine vegetative Phase voraus. Damit sind die für die Reproduktion notwendigen Assimilate bereitgestellt (im Falle der Neotonie bereits von der vorhergehenden Elterngeneration). Jetzt kann die Blühphase entweder regelmäßig und schubweise, oder nach mehr oder weniger lang andauernder Verzögerung ausgelöst werden. Die Auslösung selbst vollzieht sich dann, wenn ein immer noch etwas hypothetisches Blühhormon (Florigen) durch Abwesenheit von ebenfalls angenommenen Hemmstoffen zum Zuge kommt, oder – anders ausgedrückt – wenn die für das Blühen zuständigen Gene aktiviert werden. In den gemäßigten Erdstrichen zeigen die Frühblüher (Obstbäume, *Forsythia* etc.) schon bald nach der Schneeschmelze, was sie in der vergangenen Vegetationsperiode vor dem herbstlichen Laubfall vorbereitet haben. Auch in den Tropen ist ein entsprechender Antagonismus zwischen Laub- und Blühphase häufig: Wenn während der Trockenzeit alle Blätter abgeworfen wurden, wird der Transpirationsstrom gehemmt, die Dauergewebe werden wasserärmer, und die Assimilate stauen sich in ihnen. Die Umstimmung in den generativen Zustand wird schlagartig ausgelöst, und völlig blattlose Bäume sind dann durch Wochen über und über mit Blüten bedeckt (vgl. dazu Tafel 3).

Die geschlechtliche Fortpflanzung kann durch Selbstbestäubung, häufiger jedoch und, für die Mannigfaltigkeit der Nachkommen günstiger, durch Fremdbestäubung eingeleitet werden. Fremdbestäubung setzt voraus, daß der Blütenstaub eines Pflanzenindividuums auf ein weibliches Blütenorgan derselben Art stößt. Die Wahrscheinlichkeit, daß das gelingt, ist in artenarmen, pessimalen Pflanzenbeständen größer als in artenreichen Optimalgesellschaften. So kommt es, daß für die ersteren vielfach die Bestäubung durch den Wind ausreicht, für die letzteren jedoch die selektiv wirksamere Bestäubung durch Tiere (Insekten, Vögel, Fledermäuse, Flughunde, kleine Beuteltiere, Schnecken) notwendig wird. Zur Wind- und Tierbestäubung zwei Zitate:

- „Die ersten Blütenpflanzen sind ohne Zweifel windblütig gewesen." (Knoll 1956)

- „Die Insektenblütigkeit ist das Ursprüngliche, die Windblütigkeit eine spätere Anpassung." (SCHELLENBERG 1955)

Wer hat recht? Da beim Auftauchen der Blütenpflanzen in der Kreidezeit die Insektenwelt bereits einen Entwicklungsvorsprung von 190 Millionen Jahren – seit dem Karbon – hatte, ist es durchaus möglich, daß SCHELLENBERGS Ansicht zutrifft. Für die Tropen gilt jedenfalls der Hinweis, daß in den Optimalwäldern mit ihrer reichen Artenzahl und ihren auf Abstand wachsenden Individuen derselben Art die Tierbestäubung überwiegt; in den pessimalen Savannengesellschaften dagegen die Windbestäubung. Die erstaunlichen Anpassungserscheinungen der tropischen Waldpflanzen werden unter diesen Voraussetzungen verständlich.

Wie immer waren diese idioformen Bildungen ohne Beziehung zu ihrer späteren Funktion als Hilfsorgane der Tierbestäubung entstanden; also phylogenetisch gesehen bereits vorhanden, ehe sie sich als nützlich erweisen konnten. So ist das für spätere Bestäubungsabläufe durch Fledermäuse so vorteilhafte Hervorbrechen von fertilen Organen aus schlafenden Knospen des alten Stammes bereits bei den karbonzeitlichen *Lepidophytae* nachgewiesen, lange ehe diese Wuchsform Bedeutung als Bestäubungsmechanismus haben konnte: Fledermäuse gab es ja erst von der Kreidezeit an!

Die Hilfsmittel, die die Tierbestäubung erleichtern, sind oft behandelt worden; sie sind in den Tropen von reicherer Mannigfaltigkeit als in den winterkalten Ge-



Abb. 32. Kauliflorie, bzw. Kaulicarpie der Lecythidiacee *Couroupita guianensis.* Passatwald des oberen Orinoco.

bieten. Der Schauapparat, der die Blüten den Tieren schon von weitem signalisiert, wird oft von den Blütenblättern selbst, oft auch durch besonders gefärbte oder geformte Hochblätter der blühenden Sprosse gebildet. Insektenblumen sind auch in den Tropen von ähnlicher Farbmannigfaltigkeit wie in den gemäßigten und kalten Zonen. Vogelblumen jedoch sind meist (nicht immer!) von roter Farbe und geruchlos. Falterblumen duften für Schwärmer bei Nacht, für Tagfalter untertags und haben tiefe Blumenkronröhren, die nur der lange Schmetterlingsrüssel erreichen kann – oder der scharfe Schnabel der Kolibris und anderer Kleinvögel, die als Honigräuber diese Röhren seitlich anzapfen. Auch kommen den neuweltlichen Kolibris und den altweltlichen Honigvögeln die Blüten durch günstige Lage – günstig für freien An- und Abflug – entgegen. Für Insekten gibt es komplizierte Farbmuster, die den Weg zum Blüteninneren anzeigen, auch kommen dabei für uns unsichtbare Spektralbereiche als Signale vor. Fledermäuse und Flughunde finden den Anflug durch Abheben der Blüten vom Laubdickicht erleichtert: Entweder hängen die Blüten an langen Tragfäden in den Waldraum hinein (Flagelliflorie) oder sie entspringen dem Stamm weit unter dem Laubdach (Kauliflorie, Abb. 32).

Aus der Fülle der Beobachtungen über die Zugestimmtheit von Blüte und Blütenbestäuber ergaben sich bestimmte, offensichtlich recht stichhaltige Zusammenhänge, die in ihrer Gesamtheit den Gegenstand einer besonderen Wissenschaft – der Blütenbiologie – ausmachen. So gelten rote Blüten bestimmter Form und Lage in den Neotropen als ausgesprochene „Kolibriblumen", in den Paläotropen als „Honigvögelblumen". So zutreffend derartige Schemata sein mögen, sie müssen doch von Fall zu Fall durch sorgfältige Feldbeobachtungen verifiziert werden. So wurde z. B. die frei in den Waldraum hereinhängende Sammelblüte von *Brownea grandiceps* von KNOLL (1956) und anderen als ausgesprochene Kolibriblüte eingestuft. Da jedoch Kolibris in natürlichen Waldbeständen vorwiegend die blütenreiche Wipfelregion der Bäume befliegen, die Blüten der *Brownea* aber in den untersten, dunklen Waldschichten entfaltet werden, kann man nur selten den präponierten Kolibribesuch feststellen. Dagegen sind es nach eigenen und Beobachtungen von R. GUNZ kleine Fliegenarten, welche die *Brownea*-Arten umschwärmen und nachweislich auch bestäuben (s. Tafel 3).

WALTER (1973) rechnet mit rund 1000 kaulifloren Pflanzenarten in den Tropen, während in den winterkalten Zonen nur wenige Fälle *(Cercis siliquastrum, Gymnocladus, Gleditschia)* bekannt geworden sind.

Mit all diesen auffälligen und reichen Anpassungsformen der tropischen Blüten scheint die auffällige Blütenarmut des tropischen Optimalwaldes in Widerspruch zu stehen. Die Kontrastvorstellung: – etwa eine buntblühende, europäische Sommerwiese – ist jedoch als Vergleich aus folgenden Gründen unbrauchbar: Das Blühen der winterkalten Zonen ist zeitlich eng begrenzt und deshalb als Massenblühen so eindrucksvoll. Im tropischen Wald verteilt sich das Blühen über das ganze Jahr hin. Sehr viele Blüten sind im obersten Laubdach verborgen, vom Boden aus also nicht sichtbar. Zudem haben gerade die alten, nur in den Tropen bis heute erhaltenen Pflanzenfamilien, wie etwa *Meliaceae, Simarubaceae, Menispermaceae, Burseraceae, Sabiaceae, Celastraceae, Dichapetalaceae* u. a. m., recht unscheinbare kleine Blüten. Auch gibt es Pflanzen, die nur sehr selten blühen, wie etwa viele *Shorea*-Arten (meist alle 6 Jahre), *Strobilanthus* (alle 13 Jahre) und einige *Bambusa*-Arten, die alle 30 Jahre blühen. Die erstaunliche Tatsache, daß Bäume der-

selben Art an weit voneinander entfernten Orten oft auf den Tag gleichzeitig aufblühen, geht auf klimatische Auslöser zurück: Die Knospen werden zwar zu verschiedenen Zeiten angelegt, bleiben aber in einem blühnahen Stadium latent. Es genügt dann ein landweit spürbarer Temperatursturz von oft nur 1–2 °C, um alle diese „schlafenden" Knospen gleichzeitig zum Aufbrechen zu bringen.

Das Blühen selbst ist für tropische Pflanzen sehr häufig ein Vorgang höchster metabolischer Aktivität: Der Stofftransport und die Atmung sind derart gesteigert, daß sich die Blütenorgane über die Temperatur der Umgebung hinaus erwärmen. Abb. 33 zeigt die Übertemperatur einer Araceenblüte.

Der Tagesgang der Blütentemperatur wurde, da bisher die meisten Messungen auf Gewächshausversuche zurückgingen, am natürlichen Standort gemessen. Es handelt sich um ein Einzelbeispiel (20.3.1967) aus einer großen Reihe von noch nicht publizierten Meßtagen. Als Vergleichswerte sind die Temperaturen einer meteorologischen Hütte, die neben der Versuchspflanze (*Philodendron* spec.) errichtet wurde und die einer Spatha, deren innere Blütenorgane um 4 Uhr früh des Meßtages entfernt wurden, angegeben.

Die Unterkühlung nach Sonnenaufgang geht auf die durch die Bestrahlung ausgelöste Verdunstung der beiden Spathen zurück. Die Blütentemperatur bleibt zunächst ähnlich wie in der meteorologischen Hütte. Erst nach 11 Uhr beginnt die autonome Erwärmung der Blüte, die um 14 Uhr um 5,5 °C die der meteorologischen Hütte übersteigt. Etwas ältere

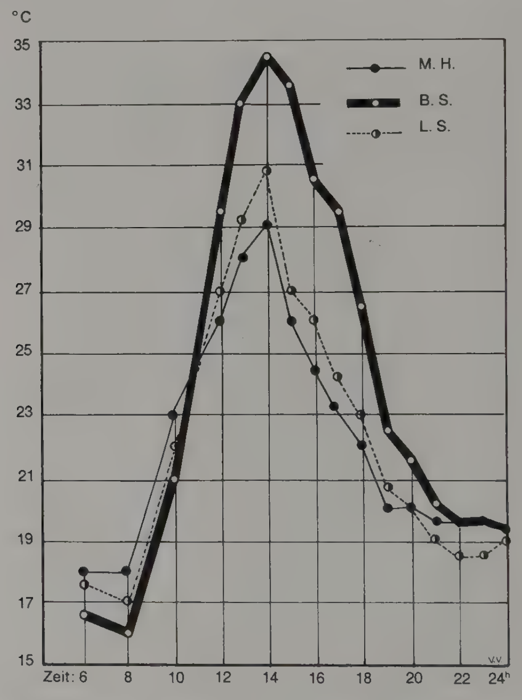


Abb. 33. Tagesgang der Blütentemperatur (in °C) einer Aracee (*Philodendron* spec.) am natürlichen Standort (Selva nublada, Rancho Grande. 20. 3. 67). M.H. = Temperatur in einer neben der Pflanze aufgestellten meteorologischen Hütte. B.S. = Temperatur innerhalb einer in Vollblüte stehenden Spatha. L.S. = Temperatur einer leeren Spatha.

Blüten erwärmen sich schon früher, erreichen aber nicht so hohe Maxima und zeigen bereits um 14 Uhr starken Temperaturabfall. Jüngere, noch nicht im Maximum des Blühens stehende Spathen erwärmen sich erst nachmittags über die Temperatur der Umgebung hinaus. Die Werte, die aus Gewächshausversuchen (LEICK 1915, MILLERD and HATCH 1957 u.a.m.) bekannt wurden, liegen um mehr als das doppelte höher. Möglicherweise verhindert der Luftaustausch am natürlichen Standort so hohe Übertemperaturen. Auch erwärmt sich die leere Spatha ebenfalls, wenn auch um 3,7 °C weniger als die in Vollblüte befindliche Spatha. Für die Vermutung, daß die Blütenerwärmung zu vermehrtem Insektenbesuch Anlaß gibt, konnte ich durch tagelange Beobachtungen am natürlichen Standort keine Belege beibringen. Die Blütenerwärmung ist also möglicherweise nur ein Adiaphoron.

Dagegen hat der Wasserkelch – ebenfalls eine häufige tropische Bildung – mit Sicherheit ökologische Bedeutung. Wo er auftritt, bleiben Knospen und Blüten eine Zeitlang geschlossen und sind mit Flüssigkeit, die aus den Leitungsbahnen der Pflanze stammt, gefüllt. Auf diese Weise werden die noch zarten Organe vor schädlichen Wasserverlusten geschützt. In winterkalten Zonen gibt es kaum Wasserkelche. Eine der seltenen Ausnahmen bildet *Aconitum variegatum* (MOLISCH 1931). In den Tropen sind Wasserkelche am häufigsten bei trockenkahlen Bignoniaceen bekannt geworden. (*Spathodea-*, *Parmentiera-*, *Crescentia-*, *Kigelia-* und *Stereospermum-*Arten.) Auch bei tropischem *Leeaceae, Solanaceae* und *Verbenaceae* kommen Wasserkelche häufig vor.

Daß auch *Tradescantia* ihre Blüten in trockenen Gebieten durch eine Art Wasserkelch schützt, dürfte neu sein. Hier sind es die beiden Hochblätter, die eine Zeitlang dicht geschlossen bleiben und bis kurz vor dem Aufblühen die Blüten unter Wasser halten. In allen diesen Fällen stammt die Flüssigkeit aus der Pflanze selbst. Bei den kahnförmigen Hochblättern der *Heliconiae (Musaceae)*, einiger Zingiberaceen und den Zisternen vieler Bromeliaceen stammt das Wasser, das die jungen Blüten schützt, vom Niederschlag. Allerdings werden von der Pflanze schleimige Substanzen ausgeschieden, die ein Medium bilden, das nicht so leicht verdunstet wie das reine Regenwasser.

Zu diesen allgemein in den Tropen auftretenden Erscheinungen kommen dann noch einige Sonderfälle, wie die der *Rafflesiaceae* und *Balanophoraceae:* Hier sind die oft riesigen Blüten das Auffallendste, während der vegetative Teil der Pflanze sehr reduziert bleibt oder zur Gänze parasitisch in anderen Pflanzen lebt. Auch haben manche Araceen und Aristolochiaceen, die in den Tropen weit verbreitet sind, ihre Blüten zu Kesselfallen umgeformt. Die darin gefangenen Insekten – meist kleine Aasfliegen – werden jedoch nicht getötet und verdaut, sondern nur eine Zeitlang festgehalten, bis sie auf der Suche nach einem Ausgang die Bestäubung vermittelt haben. Sobald das geschehen ist (bei *Aristolochia gigas* schon nach etwa einer Viertelstunde), sinken die Reusenhaare der Falle zusammen, oder die ganze Blüte welkt und gibt die Insekten wieder frei. Als Anlockung dient in solchen Fällen ein intensiver Aasgeruch, oft auch ein Schauapparat, der an die Farbe faulenden Fleisches erinnert.

Die Vorgänge der Blühperiodizität werden bei der Behandlung der rhytmischen Laubentfaltung gestreift werden.

Verbreitungsmittel

Früchte und Samen, Brutknospen und Triebfragmente sind die Morphonten, die festwurzelnde Pflanzen zu ihrer Verbreitung freigeben.

Die aktive Verbreitung durch Schleudermechanismen ist überall auf der Erde häufig und auffallend. Ihre Bedeutung liegt jedoch eher in einer Stärkung der Konkurrenzkraft innerhalb der jeweiligen Pflanzengesellschaft als in weitgreifenden „Reisen“. Die passive Verbreitung stellt dagegen die Mittel zur Überwindung der großen Distanz. Dabei ist die Art und Weise, in denen sie eingesetzt werden, in warmen Zonen derart vielfältig, daß es schwer fällt, den einen oder andern Verbreitungsmodus für die Tropen als bezeichnend hervorzuheben. Ohne diesen Vorbehalt aus den Augen zu verlieren, kann man doch einige – freilich nicht ausschließliche – Eigenheiten der tropischen Pflanzenverbreitung anführen.

Zunächst ist in den kühleren Erdstrichen – aber auch in durch scharfe Trockenzeiten geschlagenen warmen – der *Zeitpunkt* der Trennung der Verbreitungseinheiten von der Mutterpflanze lebenswichtig. Im tropischen Optimalwald ist so eine zeitgerechte Lösung nicht unbedingt erforderlich.

In Savannen und Wüsten spielt die Windverbreitung die Hauptrolle: Die Verbreitungskörper sind meist leicht und so oberflächenaktiv, daß der Windtransport realisiert werden kann. In extremen Fällen wird sogar die ganze Pflanze als „Wüstenläufer“ vom Wind vertragen. Auch in trockenkahlen Wäldern der Tropen sind Samen und Früchte mit feinen, leichten Hautflügeln in auffallend hohen Prozentsätzen vertreten (ARISTEGUIETA 1968).

Der tropische Optimalwald zeigt auch in seinen Verbreitungsmitteln die für ihn so bezeichnende Diversität: Die Samen- und Fruchtgewichte reichen von der Größenordnung weniger zehntausendstel Gramm (Orchideen, Burmanniaceen, Bromeliaceen) bis zur 15 Kilo schweren *Lodoicea sechellarum*-Frucht Südasiens. Die letztere reift als einzige Frucht der Pflanze in zehn Jahren heran, während die Kapsel einer *Maxillaria*-Art 1750000 Samen in wenigen Monaten zur Reife bringt. Diesen staubfeinen Samen fehlt das Endosperm. Um sie in Schwebe zu halten, genügt schon der langsam aufsteigende Konvektionsstrom der Luft innerhalb des Waldes. Epiphyten erreichen so auch im dichtesten Laubgewirr die höchsten, lichtumfluteten Standorte.

Dagegen sind unter den Bäumen der Optimalzonen auffallend viele Arten mit schweren Früchten: Die verholzten Deckelnüsse der Lecythidiaceen und die ebenfalls verholzten Schoten der *Gyranthera caribaea* fallen als kiloschwere „Geschosse“ auf den Waldboden. Ein ungemein reich fruchtender Kolanußbaum *(Bertholletia excelsa)* der Mission San Fernando de Atabapo (Venezuela) mußte gefällt werden. Eine seiner begehrten Früchte hatte ein schweres Blechdach der Schule durchschlagen. Weniger hart, aber ebenfalls gewichtig, sind die Früchte des Durianbaumes *(Durio zybethinus)*, des Brotfruchtbaumes (*Artocarpus incisa* und *integrifolia*), des Lechosa-Baums *(Carica papaya)*, die großfrüchtigen Sorten der *Musa*-Arten und viele andere.

Für solche Riesenfrüchte kommen als Verbreiter größere Säugetiere – vor allem Affen und pflanzenfressende Bodentiere – in Frage. Einige dieser großfrüchtigen Bäume sind – wie etwa der wilde Kakaobaum – kauliflor. Bei genauerer Nachprüfung wird sich wahrscheinlich herausstellen, daß manche sogenannte Kauliflorie teleologisch eher als Caulicarpie aufzufassen ist. Für größere Tiere sind stammbürtige Früchte leichter erreichbar als solche der obersten Triebe der Kronen.

Kleine, meist auffallend gefärbte Früchte und Samen ohne Flugorgane sind fast immer auf die Verbreitung durch Vögel abgestimmt. Einige Samen sind leicht verdaulich und gehen im Vogelmagen zugrunde, werden aber beim Sammeln gele-

gentlich verschleppt. Andere sind völlig unverdaulich und passieren den Vogelmagen ungeschoren – allerdings auch ohne Nutzen für das Tier. Es gibt besonders unter den Papilionaceen Bäume, die eine Genießbarkeit ihrer Früchte dadurch vorspiegeln, daß sie Form und Farbe einer genießbaren Art nachahmen und so Vögel täuschen, selber aber ihre Verbreitung sichern.

Frei in den Waldraum herabhängende Früchte – gleichsam an langen „Stricken" exponiert – gibt es außerhalb der Tropen nicht. Kolibris sind dann die besten Bestäuber und Fledermäuse und Flughunde die wirksamsten Verbreiter.

Früchte, die an die Verbreitung durch Nachttiere angepaßt erscheinen, zeichnen sich oft durch einen penetranten Geruch aus, der die Anlockung (z.B. der vorwiegend nächtlichen Beutelratten) bewirkt.

Im tropischen Optimalwald sind ungemein viele Arten derart gemischt, daß jede einzelne von ihnen meist in einer Umgebung von ganz anderen Arten steht. Wir kommen auf diese spezielle Struktur solcher Wälder noch zu sprechen (s. Seite 111). Hier soll nur erwähnt sein, daß die Verschleppung durch Tiere gerade im Optimalwald einen Selektionsvorteil gegenüber andern Verbreitungsmodi darstellt.

Knospen

Im Wachstum der Pflanzen gibt es zeitgebundene Grenzen. Was die Knospe verspricht – Blatt oder Blüte, Laubsproß oder Blütenstand – hält sie zurück. Der Vegetationspunkt, den sie umschließt, ist fertig in ihr angelegt und nach Nodien und Internodien gegliedert. Die Internodien strecken sich noch nicht, die Organe der Nodien breiten sich noch nicht aus. Sie sind verfaltet, eingerollt, zusammengeklappt, wie Schindeln aneinandergeschoben oder wie Kapuzen zurückgeschlagen. Ihre räumliche Ausdehnung ist durch die Tegmente, die Knospenschuppen, rigoros begrenzt. Die Tegmente sind Schutzorgane der Umwelt gegenüber. Eine Blattknospe verdunstet im Mittel kaum 1% von dem Wasser, das das entfaltete Organ später verbrauchen wird (Pisek 1956); sie bietet Wind und Regen, Schnee und Frost weniger Angriffsfläche als ihr entfalteter Inhalt einmal wird bieten müssen. Knospen sind Organe der Spannung zwischen Entfaltung und Hemmung.

Die chemische Grundlage der Spannungsregelung bilden die Phytohormone. In bestimmter Konzentration leiten sie Wachstum und Entfaltung ein, in davon abweichenden Konzentrationen wirken sie als Hemmstoffe und verhindern das Austreiben. Auch gibt es nur auf Hemmung spezialisierte Stoffe, die das Wachstum dämpfen oder verhindern. Welche Regulatoren wann aktiv werden, hängt von äußeren Anreizen – etwa verkürzte Tageslänge, veränderte Temperatur oder Feuchtigkeit – ab. Gerade im extratropischen Gebiet sind die Termine der Knospenbildung und Knospenentfaltung genau auf die Jahreszeiten abgestimmt. Die Laubknospen der winterkahlen Bäume werden während der Vegetationszeit nach und nach gebildet und treiben auch bei noch so günstigen Herbsttemperaturen erst nach der Winterruhe aus. Schon bei noch geschlossener Knospe entstehen in ihr jene Wuchsstoffe, die ins Kambium des Stammes wandern und dort die Bildung des weitlumigen Frühjahrsholzes einleiten, sehr oft noch ehe die Knospe sich geöffnet hat. Dann allerdings erfolgt das Austreiben fast schlagartig – jeder Vegetationstag der kurzen, günstigen Jahreszeit ist ja kostbar. In den winterkalten Zonen sind die meisten Holzarten auch im Winter am Bau ihrer Knospen zu erkennen.

Im tropischen Optimalwald muß man lange suchen, ehe man echte Knospen

findet. Am ehesten treten sie bei Kletterpflanzen und Epiphyten auf. Die Lianen beginnen ihr Leben zwar im geschützten Waldinnenraum, erreichen aber dann später exponierte, ungünstige Standorte, die ökologisch vielfach an weniger optimale Waldtypen erinnern. Von den Epiphyten gilt mutatis mutandis dasselbe. In beiden Fällen haben echte Knospen mit sklerenchymreichen Tegmenten positiven Selektionswert.

Vertieft man sich in die Beobachtung der sicherlich über neunzig Prozent zählenden knospenlosen Pflanzen des Optimalwaldes, so macht man eine Entdekkung, die nachdenklich stimmt: Da gibt es Nebenblätter, die den Vegetationspunkt schützen – bald als geschlossene Kappe (Abb. 34 A), bald als von den Seiten her übergeschlagene Decke (Abb. 34 B); da gibt es Blattstiele, die mit ihrem Grund den Vegetationspunkt überwölben (Abb. 34 C) oder die manschettenförmigen Ochreae (Abb. 34 D) (der Polygonaceen), oder Drüsen, deren harzige, ölige oder schleimige Exkrete den Vegetationspunkt einhüllen, oder Haare und Schuppen, die ihn schützen. Sehr oft wachsen die Jungblätter zwar ohne besondere

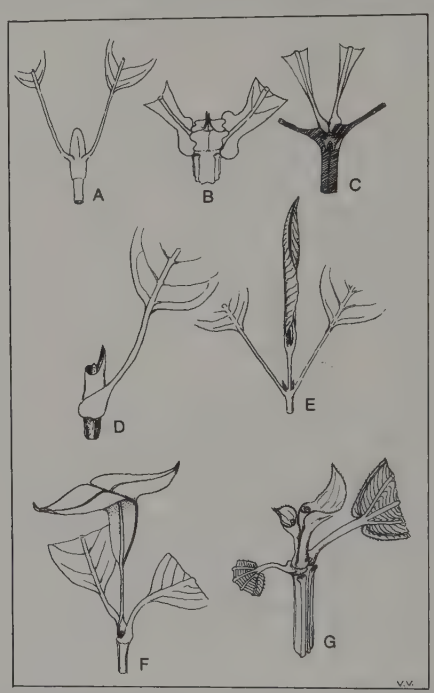


Abb. 34. Knospenschutzersatz bei tropischen Waldpflanzen. A. Kapuzenförmig verwachsene Nebenblätter (*Duroia maguirei*, Rubiaceae). B. Deckenbildende Nebenblätter (*Cinchona henleana*, Rubiaceae). C. Längsschnitt durch den Sproßscheitel mit Verdickungen der Blattstengelblasen (*Alsonia*-Apocynaceae). D. Röhrenförmig verwachsene axilläre Nebenblätter (Ochrea) (*Coccoloba uvifera* u.a. Polygonaceae). E. Vegetationspunkt frei, jedoch Jungblätter aneinander verklebt (*Vismia baccifera, Guttiferae*). F. Die jungen Blätter breiten nur die obere Hälfte der Spreiten aus, die untere schützt noch den Vegetationspunkt. G. Die jungen Blätter sind um den Vegetationspunkt tütenförmig eingerollt (*Tibouchina urvilleana*, Melastomaceae).

Schutzorgane heran, bleiben aber dicht zusammengelegt, so daß die der Umwelt exponierte Fläche nur halb so groß ist, als sie bei voller Entfaltung wäre (Abb. 34 E) oder die Spreite des obersten Blattpaares spreizt nur zur Hälfte ab, so daß die untere Hälfte der Blattspreite als geschlossene Scheide den Vegetationspunkt festklemmt (Abb. 34 F) oder der basale Teil der jungen Blattspreiten umhüllt den Vegetationspunkt durch Einrollung (Abb. 34 G).

Warum so zahlreiche Vorrichtungen, um die Knospen durch Pseudoknospen zu ersetzen?

Die Frage ließe sich durch folgende Hypothese zwar nicht beantworten, aber doch erläutern: Sicher hat auch der Optimalwald, in seiner Jahrmillionen langen Entwicklungszeit gewisse Umweltschwankungen durchstehen müssen. Die Einrichtungen dieser Pseudoknospen gehörten dabei – ebenso wie die der echten Knospen – zu den idioform angebotenen Möglichkeiten. Echte Knospen schlössen die Pflanzen lange Zeit vom Wettbewerb, der ja im Optimalwald keine winterliche Pause kennt, aus. Der leichte und leicht jederzeit wieder aufhebbare Schutz der Pseudoknospen war der tropischen Umwelt eher konform, als der der starren Tegmente.

Nebenbei: Hypothesen dieser Art sind weit davon entfernt, irgendeinen Fortschritt der Forschung zu bedeuten; ihr heuristischer Sinn liegt nur in dem Versuch, das Phänomen des tropischen Optimalwaldes wenigstens versuchsweise unseren Denkformen zu erschließen.

Es gibt im tropischen Optimalwald – aber auch in ihm nahestehenden Waldtypen – einen Vorgang, den man als wahren Antagonismus der Knospenbildung ansprechen könnte: Die Laubausschüttung. Dabei wird ein ganzer Sproß mit allen Zweigen und Blättern – noch ehe diese ihre definitive Größe und Farbe erreicht haben, so rasch freigesetzt, daß der junge Sproß wie abgewelkt sich vom älteren Laubwerk abhebt (Abb. 4/12). Die hängende Stellung des Sprosses beruht nicht auf mangelndem Turgor, der ja jungen Geweben niemals zu fehlen pflegt, sondern darauf, daß die mechanischen Elemente des Sprosses noch nicht gefestigt sind. Erst nach und nach richtet sich der junge Hängesproß auf, dann nimmt das Flächenwachstum der Blätter zu und schließlich kommt es auch zur definitiven Differenzierung der Gewebe und zur Chlorophyllbildung. Laubausschüttung ist vor allem bei tropischen Leguminosen (*Brownea-*, *Anherstia-*, *Saraca-*, *Humboldtia-* und *Cynometra-*Arten), dann aber auch bei manchen *Guttiferae* und anderen Familien bekannt geworden (Abb. 35). Auch gibt es alle Übergänge zwischen üppigster Laubausschüttung und sukzessiver Belaubung, wenn man etwa an die Laubentfaltung des Mango- und des Kakaobaumes denkt.

Viele tropische Holzpflanzen zeigen das nachträgliche Ergrünen der jungen Blätter und Triebe, auch ohne daß es dabei zu einer förmlichen Laubausschüttung kommt. Hierher gehören die blaßgelben Jungblätter vieler *Dipterocarpaceae*, die stahlblauen der *Petraea-*Arten, die leuchtend roten mancher Melastomaceen und die rostrot bepelzten Jungblätter der *Vismia*. Oft ist das auffallend bunte Kronenmosaik tropischer Wälder, das uns beim Überfliegen immer wieder so fasziniert, weniger auf bunt blühende Bäume, als vielmehr auf nach endogenen und exogenen Rhythmen gesteuerten, verschieden gefärbten Laubnachschub zurückzuführen.

Die lange Reihe tropischer Vegetationsformen, die beim Optimalwald ansetzt und bei wüstenhafter Vegetation endet, beruht vor allem auf zunehmender Trok-

kenheit. Weitgehend kommt es dabei zu einer parallel damit anlaufenden Zunahme der Pflanzen mit echten und einer Abnahme der Pflanzen mit Pseudoknospen. Der Passat- und Monsunwald, der trockenkahle Wald, der Dornbuschwald, schließlich die Kakteen- oder Euphorbiensteppe und die Wüste bezeichnen die Haupttypen dieser Reihe, und diese Reihenfolge bedeutet zugleich eine Zunahme an echten Knospenpflanzen. Wo sie fehlen, handelt es sich um im Boden (Therophyten und Geophyten) oder durch Sukkulenz geschützte Vegetationspunkte. Zugleich bedeutet diese Reihe auch eine Zunahme der jahreszeitlichen Gebundenheit des Vegetationsrhythmus, der im Optimalwald oft so locker ist, daß er von Reisenden, die nicht längere Zeit dort beobachten konnten, irrtümlicherweise als völlig ausbleibend geschildert wurde.

Die seltenen Ausnahmen: Knospen bei Optimalwaldbäumen, Knospenlosigkeit bei Bäumen im winterkahlen Wald, sind u.a. von SCHARFETTER (1953) behandelt worden. Fast immer handelt es sich dabei um *Atavismen:* Angehörige tropischer Familien haben sich trotz fehlenden Knospenschutzes im extratropischen Gebiet durchgesetzt – wie etwa Arten der Gattungen *Juglans, Cornus, Viburnum* – oder Arten mit hartem Knospenschutz konnten in tropischen Feuchtwäldern Fuß fassen, ohne ihre Tegmentbildung aufzugeben. Hierher gehören zum Beispiel die Eichenarten mit Knospen, die sich im javanischen Regenwald finden, und viele *Ericaceae*, die auch noch im tropischen Optimalwald Knospenschuppen entwickeln.



Abb. 35. Laubausschüttung einer Caesalpiniacee (*Brownia grandiceps*).

Blätter

Kein Organ der Pflanze ist so strikt umweltbezogen wie das Blatt. Assimilation und Atmung, hormonal gesteuerter Rhythmus und umweltinduzierte Bewegungen gehen von ihm aus und können nur vollzogen werden, wenn Klima, Boden und umgebendes Leben diesen Funktionen nicht im Wege stehen. Selbst da, wo die Blätter fehlen, fehlen sie im Einklang mit den Bedingungen der Umwelt. *Für den Ökologen hat das Blatt Schlüsselwert, wenn es ihm um tiefere Einsicht in den Naturhaushalt geht.* Es hat auch dann Schlüsselwert, wenn seine Form keine Rückschlüsse auf Umwelteinflüsse aufdrängt, also scheinbar frei spielt und nicht „angepaßt" erscheint. In diesem Falle ist die idioform induzierte Gestalt ein Exponent dafür, daß sie an ihrem Standort „erlaubt" oder „toleriert" wird – und weist damit auf eine besonders günstige Umwelt hin.

Wo die Arbeit der Blätter durch andere Organe geleistet wird, rücken diese in den Rang von Schlüsselorganen ein: Nicht nur bei Kakteen, sondern auch bei anderen Pflanzenfamilien (*Euphorbiaceae, Sterculiaceae, Vitaceae, Asteraceae* etc.) werden bei vielen Arten die Blätter nicht oder nur rudimentär entfaltet und ihre Arbeit durch den Stamm übernommen. Sogar die Wurzeln können Chlorophyll entwickeln und dann die assimilatorische Aufgabe der fehlenden Blätter übernehmen: Zum Beispiel bei den neotropischen Orchideengattungen *Polyrrhiza* und *Campylocentron* und dem paläotropischen *Taeniophyllum.* Für den Ökologen wird in solchen Ausnahmefällen die Assimilationsfläche dieser Organe genauso aufschlußreich, wie die der Blattlaminae des geläufigen Pflanzenmodells.

Analysen der assimilierenden Flächen müssen sich immer auf die assimilierenden *Einheiten* beziehen. Dabei ist die Einteilung der Blätter in einfache und zusammengesetzte ökologisch unwichtig. Im Falle des einfachen Blattes bietet sich dieses als Einheit an; bei zusammengesetzten Blättern wird fast immer das Teilblatt, das „Blättchen" als Einheit aufgefaßt werden.

Es gibt jedoch auch Fälle, bei denen das Mosaik der Einzelblättchen so fugenlos ist, daß doch wieder eine einheitliche Blattfläche höherer Ordnung entsteht, die nun ihrerseits als ökologische Einheit gelten muß. Zusammengesetzte Blätter, bei denen die Blättchen als ein Insgesamt einheitlich zusammenwirken, nennen wir „sylleptische Blätter"*. Diese sind gerade deshalb ökologisch bedeutsam, weil die zusammengesetzten Blätter meist ein idioformes Familienmerkmal darstellen, während das sylleptische Blatt als konformes Merkmal die ökologische Ausnahme vom betreffenden Familienhabitus darstellt.

Daß es die Vorstellung eines „normalen Baumblattes" in den gemäßigten Zonen gibt, geht auf eine Tatsache zurück, über die wir nur deshalb nicht staunen, weil sie viel zu alltäglich ist: Die Tatsache, daß die meisten Baumblätter dieselbe etwa ellyptische Grundform und dieselbe Größenordnung haben. Buche und Hainbuche, Erle und Ulme, Apfel-, Birn- und Kirschbaum und viele andere halten es mit der ellyptischen Spindelform und einer Fläche von 20–50 cm^2. In Nordamerika gehören Nuß- und Hickorybaum mit vielen anderen zur selben Blattformenklasse. Nahe Verwandte solcher „Normalblattträger" haben meist in den Tropen größere (z.B. bei der Gattung *Prunus*), in den kalten Zonen kleinere Blätter (z.B. *Betula pubesceus* im Norden, *Nothofagus*-Arten in Patagonien).

---

* σνληλπτός = zusammengefaßt (ein Beispiel: Abb. 75/42)

Das alles kann kein Zufall sein. Wir wissen jedoch keine bündige Erklärung, warum gerade dieses Normalblatt so und nicht anders aussehen muß. ZIMMERMANN (1959) vermutet, daß dieses Normalblatt sich bildete, als Pflanzen mit stark gegliederter Krone das Problem günstiger Lichtverteilung zu lösen hatten. Das mag stimmen, erklärt aber noch nicht, warum unter so vielen immerhin denkbaren Formen gerade diese eine immer wieder selektioniert wurde.

Einen Hinweis, daß diese Selektion schon bei den Vorläufern der Angiospermen im Perm in Gang kam, gibt ASAMA (1962) bei Blättern von Emplectopteriden aus mehreren aufeinanderfolgenden Schichten in China. Wie Abb. 36 A zeigt, steuert die Entwicklung – ausgehend von einem feinzerteilten Wedeltyp – scheinbar zielstrebig auf unseren Normalblattyp hin. Ähnliche morphogenetische Reihen, die alle bei feinzerteilten Assimilationsorganen beginnen und zum Normalblatt hinleiten, finden sich bei *Sphenophyllum, Ginkgopsidae, Glossopteris, Whittleseyinae* und vielen anderen paläontologischen Sippen. Auch bei rezenten Angiospermen kommen ähnliche morphogenetische Reihen vor: Etwa die Ableitung der einfachen Blattformen von *Caltha* und *Ranunculus Thora* von fein zerteilten Stammformen. Es spricht für die genetische Verwandlungskraft der Blätter, daß auch die umgekehrte morphogenetische Reihe – das feinzerteilte Blatt, abgeleitet vom einfachen – möglich ist, wie bei *Pulsatilla* und manchen *Umbelliferae*.

Einen weiteren Hinweis auf die Penetranz der Normalblattform geben die rund 280 subtropischen Arten der Mimosensektion *Phyllodineae:* Diese subtropischen Bäume beginnen ihre Entwicklung mit dem typisch fein gefiederten, zusammenge-

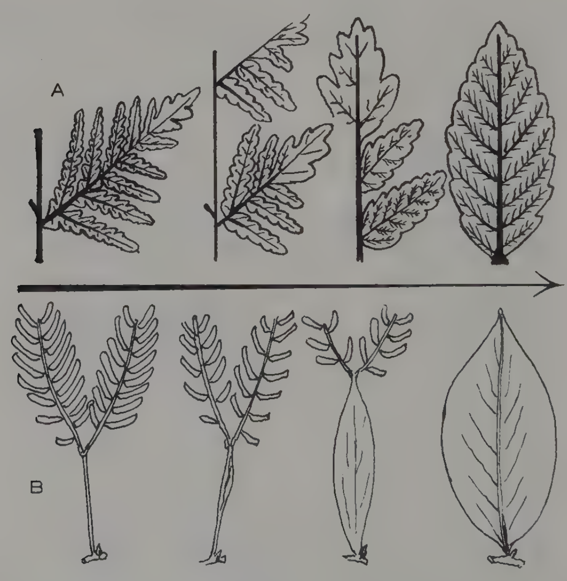


Abb. 36. Entwicklungsreihen zum „Normalblatt": A. Morphogenetische Reihe des Wedels von *Emplectopteris* in aufeinanderfolgenden Schichten der permischen Shihotse-Serie in China (nach ASAMA 1962). B. Ontogenetische Reihe der Phyllokladien der australischen *Acacia cultriforme* in aufeinanderfolgenden Altersstufen: drei Sämlinge und die adulte Form.

setzten Mimosenblatt (Abb. 36 B). Aber dieses Blatt wird im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung mehr und mehr reduziert und an seiner Stelle wird ein Phyllokladium als Assimilationsorgan geschaffen, das genau – bis auf die Fiedernerven genau – dem Normalblattyp entspricht.

Diese Überlegungen über extratropische Baumblätter waren notwendig, um einen brauchbaren Blickwinkel für die Einschätzung tropischer Blattformen zu gewinnen.

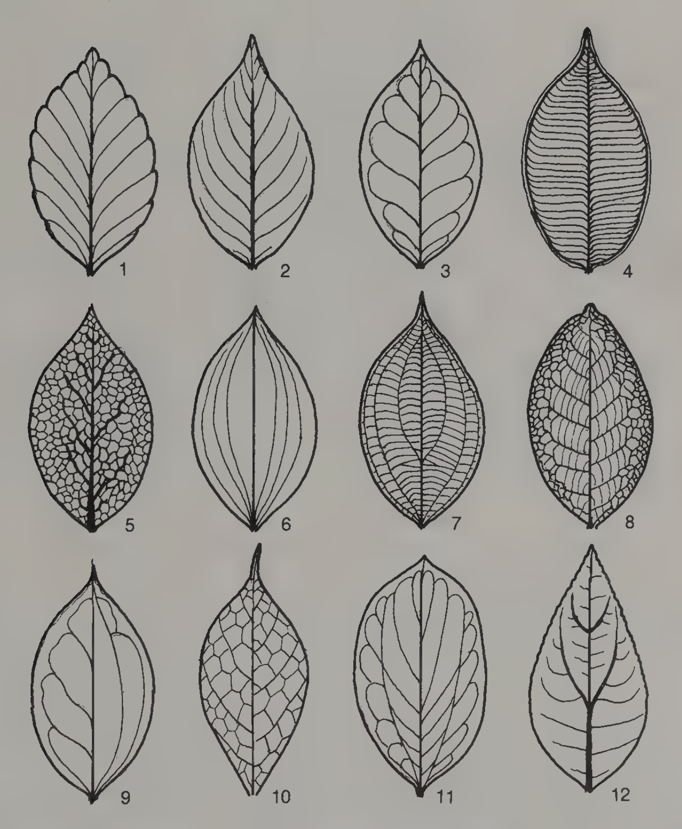


Abb. 37. Ähnliche spindelförmige „Normalblätter", deren Spreite von ganz verschiedenen Nervaturen durchzogen ist: 1. *Fagus sylvatica* (Europa), fiedernervig; 2. *Bravaisia integerrima* (Kolumbien), fiedernervig; 3. *Colubrina oppositifolia* (Hawaii), brachyodrome Nervatur zur Verstärkung des Blattrandes; 4. *Dryobalanops aromatica* (Borneo), Fischgrätennervatur mit doppeltem Randnerv; 5. *Pouteria* (Brasilien), dictyodrome Nervatur; 6. *Clematis longipes* (Usambara), kamptodrome Nervatur; 7. *Miconia* (Venezuela), leiterförmige Nervatur; 8. *Vatice sarawakensis* (Borneo); Verstärkung der randlichen Nervatur; 9. *Dioscorea quartiniana*-Blättchen (Ghana), asymmetrische Nervatur; 10. *Mesogyne insignis* (Usambara), wabenförmige Nervatur; 11. *Sarcomphalus reticulatus* (Puerto Rico); 12. *Eupatorium heteroneuron* (Venezuela), heterogene Nervaturen. 1 gemäßigte Zonen; 2–12 tropische Feuchtwaldzonen.

Zunächst gibt es auch in den Tropen Hunderte von Baumarten, die ihre Assimilationsorgane nach dem Normaltyp geformt haben. Als Beispiele aus ganz verschiedenen Familien nenne ich nur die folgenden, schon durch ihren Artnamen auf ihren Blattypus hin apostrophierten Tropenpflanzen: *Pitecolobium fagifolium, Ficus fagifolius, Phyllanthus fagifolius, Paullinea faginea, Banisteria fagifolia, Guazuma alnifolia, Guazuma ulmifolia* etc.

Die Gestaltung der Blattfläche ist das Ergebnis eines interkalaren Längen- und Breitenwachstums. Dabei sind wir, wenn wir an die Blattformen der kühlen Zonen denken, daran gewöhnt, daß die Gestaltung der Blattspreite aufs engste mit der der Spreitennervatur zusammenhängt. Wird die Blattnervatur durch seitliche Verzweigung des Mediannerven gebildet, so entsteht ein gefiedertes Nervensystem und sehr oft dann auch ein gefiedertes Blatt. Beteiligen sich jedoch die Lateralnerven an der Ausgestaltung der Spreitennervatur, entsteht in der Regel ein gefingertes Nervensystem und oft auch ein gefingertes oder tief gelapptes Blatt. In den Tropen fällt dagegen auf, daß sehr oft Blattnervensysteme sehr verschiedener Art trotzdem zum Normalblattyp hinführen. Abb. 37 zeigt das „Normalblatt" der Buche und elf tropische Normalblattypen mit ähnlichem oder vom europäischen Gefäßnetz stark abweichenden Nervaturverlauf. Häufig ist eine Verstärkung der mechanischen Gewebe gegen den Blattrand hin zu beobachten (Abb. 37/3,4,8,11). Es handelt sich dabei um eine Einrichtung, die langlebigen Tropenblätter vor dem randlichen Einreißen durch Wind oder Sturzregen zu schützen. Andere Netztypen können als idioforme Familienmerkmale aufgefaßt werden (Nr. 5,6,7) oder eine Verbindung von idioformen und konformen Tendenzen darstellen (Nr. 9,10,11,12). In allen diesen Fällen steht der nahezu spindelförmige Normaltypus am Ende der Blattentwicklung.

Der Normalblattyp ist also den Extratropen und Tropen gemeinsam. Verschieden jedoch ist sein Anteil in beiden Zonen: In den Tropen gibt es viele Blattformen, die den kalten und kühlen Zonen fehlen.

Nach der Vielgestaltigkeit der tropischen Baumkronen wird man in den Tropen sogar eine schier unübersehbare Zahl von Blattformen erwarten. Tatsächlich ist die Formenmannigfaltigkeit fast unübersehbar und ebenso reich wie die Standortstypen, denen sie entsprechen. Daß sehr oft am selben Standort sehr verschiedene Blattformen vorkommen, deutet an, daß es sich dabei um ein freies Spiel idioformer Möglichkeiten handelt, das z. B. in Europa in solchem Ausmaße nicht möglich wäre. Daß dagegen ein und dasselbe Pflanzenindividuum, je nach dem Wuchsort, den seine Sprosse im Laufe der Entwicklung erreichen, verschiedene Blattformen hervorbringt, deutet auf konforme Züge hin. Besonders bei Lianen spielt solche ökologisch günstige Heterophyllie eine immer wieder überraschende Rolle (Abb. 14). Dazu kommt noch, daß es dikotyle Blätter gibt, die den monokotylen Blattbau nachahmen (z. B. Abb. 37/6) und umgekehrt. Es gibt monokotyle Pflanzen, deren Blattbau an dikotyle Spreiten erinnert, z. B. bei vielen Araceen, Musaceen. Ja sogar bei Farnen, wie *Tectaria plantaginea, Hypoderris brownii* und allen *Syngramma*-Arten kommen Spreiten vor, die an dikotylen Blattbau erinnern.

An nahezu optimalen Standorten mit durch den Menschen erzeugter Lückigkeit der Vegetationsdecke kommt es zu einem solchen Reichtum an Blattformen, daß man an uferlose Willkür denken könnte. Erst bei genauer Analyse zeigt sich, daß auch in solchen Fällen die Blattform mit dem Standortsmosaik zusammen

wechselt. Ist der Standort jedoch in sich einheitlich, dann werden auch in den optimalen Tropen einheitliche Blattformen angetroffen.

Daß diese Gesetzmäßigkeit bis in die neueste Zeit hinein übersehen wurde, liegt daran, daß die aus Gebieten jenseits der Wendekreise stammenden Forscher nach ihren meist kurzfristigen Tropenreisen ihre Beobachtungen als Ganzes denen aus ihrer Heimat gegenüberstellten. So haben sie Blätter aus den verschiedensten Standortlagen und Vegetationstypen der Tropen derart subsummiert, daß sie sich wohl von denen der gemäßigten Zonen, nicht aber untereinander abheben. In seiner „Botanischen Tropenreise" hat HABERLANDT (1893) das „tropische Laubblatt" ausführlich behandelt. Auch HUMBOLDT (1807), GRISEBACH (1872) und WARMING (1909) kamen zu keiner Zuordnung von Blattform und Vegetationstyp in den Tropen. Freilich sind brauchbare ökologisch-morphologisch fundierte Blattanalysen aus tropischen Pflanzengesellschaften auch heute noch ein schwieriges Unterfangen, und dies vor allem aus zwei Gründen: 1. weil die Blattkonsistenz als Einteilungsgrund zwar sehr einleuchtend, aber in der Praxis nicht realisierbar ist und 2. weil es schwierig ist, die enorme Mannigfaltigkeit der tropischen Blattformen derart in den Griff zu bekommen, daß ökologisch brauchbare Blattanalysen möglich werden.

Zur Blattkonsistenz: Es zeigt sich, daß die oft verwendeten Begriffe „Lederblatt", „Lorbeerblatt", „Krautblatt", „zähledriges, dünnledriges, blechartiges" Blatt nicht exakt definierbar sind. Die verschiedenen Konsistenzgrade gehen fugenlos ineinander über, und der Versuch, die Konsistenz als Klassifikationsgrund zu verwenden, führt immer wieder zu Zweifeln und nur subjektiven Urteilen. Das Beste an der seit Jahren entbrannten Diskussion über die Blattklassifizierung ist, daß dabei mit dem Vorurteil aufgeräumt wurde, daß „dicke" Blätter wegen ihrer Ähnlichkeit mit sukkulenten Organen „xeromorph" seien. Sie *können* xeromorph sein, sie können aber auch trotz ihrer Dicke hygromorph sein, wenn man ihre anatomischen Eigenarten in Betracht zieht! Vergleicht man in dieser Art Blätter ökologisch gut charakterisierter Pflanzengesellschaften der gemäßigten und subtropischen Breiten, so kommt man zu Reihen, wie etwa dieser:

Krautblatt → Lederblatt → Hartlaubblatt → ericoides Blatt

Eine solche Reihe entspricht einer allmählichen Verfestigung der Gewebe, einer zunehmenden Reduktion der assimilierenden und transpirierenden Fläche und einer Zunahme der sklerenchymatischen Gewebe und dies alles parallel mit den wachsenden Schwierigkeiten der Wasserversorgung an den betreffenden Standorten. Jedenfalls steht dabei das Lederblatt nahe dem *hygromorphen Anfang* der Reihe!

Die Blattkonsistenz ist für tropische Blattanalysen nur wenig ergiebig: Das kurzlebige Blatt der trockenkahlen Wälder ist der Regenzeit angepaßt und deshalb trotz seines Vorkommens in einer extrem xerophilen Umwelt von hygromorphem Bau. In feuchten Passat- und Monsunwäldern wieder sind die meisten Blätter von xeromorphem Habitus, weil sie der kurzen, aber für sie ungünstigen Trockenzeit angepaßt sein müssen. So wurde aus diesen Gründen und nach reichlicher Erfahrung auf die Blattkonsistenz als Einteilungsgrund für Blattqualifizierungen verzichtet.

Blattkategorien

Um der schier uferlosen Mannigfaltigkeit eine sinnvolle Gruppierung entgegenzuhalten, wurden im folgenden zur Charakterisierung der Pflanzen und Pflanzengemeinschaften ganz bestimmte Blattkategorien in sehr begrenzter Anzahl ausgewählt. Sie beruhen auf Größenklassen und Eigentümlichkeiten der Form. Schon RAUNKIAER (1934) hat eine Klassifizierung der Blätter nach dem Flächeninhalt der

Spreiten vorgenommen. Wir unterscheiden hier in Anlehnung an RAUNKIAER – seine Grenzwerte etwas abrundend – 6 Größenklassen, zu denen dann noch die Größe „0“ – das Fehlen des Blattes bei Sukkulenten – hinzukommt:
Die *Größenkategorien* sind also:
Nr. 1. megaphylle = über 1500 cm^2 große Blätter (Abb. 38)
Nr. 2. makrophylle = 1500–180 cm^2
Nr. 3. mesophylle = 180–20 cm^2
Nr. 4. mikrophylle = 20–2 cm^2
Nr. 5. nanophylle = 2–0,2 cm^2
Nr. 6. leptophylle = unter 0,2 cm^2 und schließlich als Kategorie
Nr. 7. Aphyllie (Blätter fehlend).



Abb. 38. Beispiel megaphyller Blätter der feuchten Tropen; Lago Maracaibo-Gebiet (Die Aracee *Colocasia* spec.).

Eine weitere Kategorie – die 8. – ergibt sich aus der *Struktur des Blattrandes.* Es ist ökologisch und vegetationssystematisch aufschlußreich, ob der Blattrand ganz, gezähnt oder gekerbt ist. Freilich tauchen vereinzelte strukturierte Blattränder in fast allen Pflanzengesellschaften der Erde auf; ihr bloßes Vorhandensein ergibt also noch kein klassifikatorisch brauchbares Indiz. Dafür hat das *gehäufte Auftreten von strukturierten Blatträndern* entschiedenen Zeigerwert. So wurde im Folgenden der gezähnte oder gekerbte Blattrand nur als eigene Blattkategorie Nr. 8 gezählt und statistisch ausgewertet, wenn er in mehr als 10% der an dem Vegetationstyp beteiligten Arten auftritt.

Eine weitere wichtige, obzwar umstrittene Blattkategorie ergibt sich aus dem Vergleich der Blattspitzen. Ob diese stumpf oder abgerundet, ausgerandet stachelspitzig oder nur zugespitzt erscheinen, ergibt kein brauchbares Merkmal. Dagegen wird gerade für die tropische Vegetation immer wieder die Bedeutung langausgezogener Blattspitzen als sog. Träufelspitzen hervorgehoben. Solche ausgezogenen Blattspitzen bilden unsere Blattkategorie Nr. 9, und zwar ohne Rücksicht darauf, ob es sich nachweislich um eine Träufeleinrichtung handelt oder nicht. Zum Problem der Träufelspitzen, die angeblich für tropische Feuchtwälder so bezeichnend sein sollen, muß hier – da es als morphontisches Formprinzip anerkannt wird – kurz Stellung genommen werden.

Träufelspitzen gelten als kennzeichnend für tropische Feuchtwälder. Diese Annahme muß ich in ganz bestimmten Grenzen bestreiten. Wie wir später sehen werden, fehlen Träufelspitzen gerade den extremsten Regenwäldern! Das dürfte mit dem hygromorphen Charakter der typischen Regenwaldblätter zusammenhängen. Hier liegt auch die Lösung zu der bis zur erbitterten Polemik gesteigerten Auseinandersetzung über die Träufelspitzen. Zwei Meinungen stehen einander gegenüber:

- Die Träufelspitzen sind – wie der Name vorwegnimmt – Einrichtungen, die den Ablauf des die Atmung und Assimilation erschwerenden Wasserfilms von der Blattoberfläche beschleunigen. Sie wären also *konforme* Bildungen.
- Die Träufelspitzen sind Sonderformen eines weitverbreiteten Bauprinzips der Blätter: Die Blattspitze eilt in solchen Fällen dem Wachstum des übrigen Blattes voraus, folgt also einem *idioformen,* inhärenten Prinzip.

Die Vertreter der ersten Meinung, Stahl (1893), Nakano (1935), Gessner (1956) und andere mehr, setzen sich mit denen der zweiten unter Führung von Seybold (1957) in zahlreichen Einzelarbeiten streitbar auseinander, ohne daß eine allgemein einleuchtende Entscheidung sichtbar würde.

Ich möchte zunächst meine Ansicht an Hand des Paradebeispiels der Träufelspitze, des Blattes von *Ficus religiosus* (Abb. 39/1) anführen und begründen. Gerade diese Blattspitze ist ein deutlicher Fall von idiomorpher Gestaltung ohne nachweisbaren Selektionswert: Der Baum wächst, wie ich mich an seinen natürlichen Standorten in der unteren Waldstufe des Himalaja in Indien und Nepal überzeugte, mit andern Bäumen zusammen, die keine deutlichen Träufelspitzen zeigen. *Erst wenn zahlreiche Holzarten aus den verschiedensten Familien im selben Bestand langausgezogene Blattspitzen zeigen,* kann man von konformen Bildungen, also umweltbedingten Träufelspitzen sprechen.

Außerdem möchte ich noch folgende Beobachtungen aus den Tropen dreier Kontinente anführen, die zur Klärung der Streitfrage beitragen können: Träufelspitzen an Herbarexemplaren feststellen zu wollen, ist müßig. Die Beobachtung am natürlichen Standort zeigt, daß es viele spitz ausgezogene Blätter gibt, die – solange das Blatt voll funktionsfähig ist – steil nach oben gerichtet sind, so daß die Form der Spitze nichts mit dem Wasserablauf zu tun haben kann. Abb. 39/2,3 zeigt ein *Philodendron-* und ein Farnblatt mit solchen idioformen

Spitzen. Dagegen befindet sich das Blättchen von *Tabebuia* (Abb. 39/4) bei Regen in hängender Stellung, und der Ablauf von überflüssigem Wasser ist direkt zu beobachten. Das Blatt ist dann früher oberflächentrocken als das danebenstehender Bäume ohne solche Figuration der Blattspitze.

Die Beobachtung der prozentualen Häufigkeit der Träufelspitzen in verschiedenen tropischen Waldtypen ergab zudem eine ganz eindeutige Gesetzmäßigkeit: Nicht im Regenwald, sondern im Saisonregenwald, im Passat- und Monsunwald kommt es zu einer solchen Häufung von ausgezogenen Blattspitzen von Bäumen der verschiedensten Pflanzenfamilien, die sonst solche Spitzen nicht aufweisen, daß man von einer konformen Bildung sprechen kann. Und zwar auch dann nur als einer Behauptung von begrenzter Sicherheit. Nach meiner Feldbeobachtung zeigen Wälder mit einer kurzen, aber ausgeprägten Trockenzeit von 1–2 Monaten die meisten höchstwahrscheinlich nicht nur morphologisch, sondern auch funktionell einzustufenden Träufelspitzen. Der Prozentsatz an Träufelspitzen ist in solchen Wäldern sehr hoch: Im Amazonasgebiet bis zu 70%!

Die Erklärung ist naheliegend: Da das echte Regenwaldblatt ein hygromorphes Blatt sein muß, kann ihm auch dauernde Befeuchtung nichts anhaben; sein Bau entspricht ja gerade der Anpassung an das immerfeuchte Regenwaldklima. Das typische Blatt des feuchten Monsun- und Passatwaldes mit seinen wenigen trockenen Monaten dagegen muß sowohl an die regenreiche, als auch an die trockene Jahreszeit adaptiert sein. Es hat xeromorphen Bau, weil die Anpassung an die ungünstige Jahreszeit höheren Selektionswert hat, als die an die feuchte und günstige Periode. Gerade als xeromorphem Blatt ist ihm dann der Wasserfilm der Regenzeit so ungünstig, daß seine raschere Beseitigung durch eine echte Träufelspitze positiven Selektionswert hat.

Wie fein die Abstimmung der Blattform auf die Umwelt in dieser Hinsicht sein kann, erkennt man schon daran, daß die Übergangsformen zwischen Regen- und Monsunwäldern Bäume mit nach dem Lebensalter alternierenden Blattformen aufweisen: Die Jugendblätter

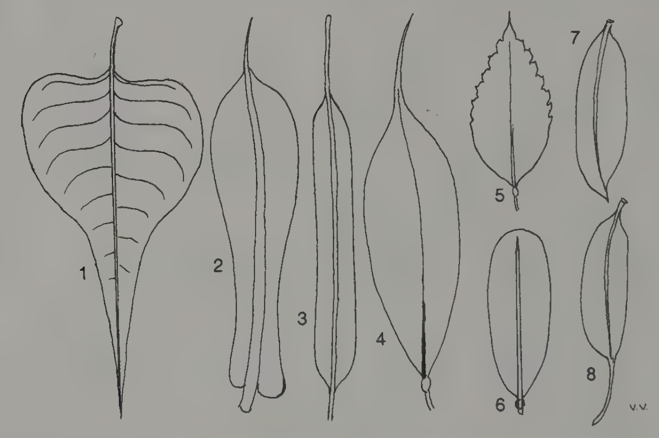


Abb. 39. Idioforme und konforme Blattspitzen: 1. *Ficus religiosa* mit 8 cm lang ausgezogener, wahrscheinlich idioformer Spitze; 2. *Philodendron paxianum* und 3. *Elaphoglossum cuspidatum*, beide mit 4–6 cm langer senkrecht nach oben weisender Spitze; 4. Blättchen von *Tabebuia leucoxylon* (Casiquiare, kurze Trockenzeit!); 5. *Tabebuia chrysantha* (Llanos, lange Trockenzeit!); 6. *Tabebuia cassinioides* (Restringa Brasiliens, xerophytischer Blattbau ohne Spitze); 7. *Lacistema aggregata* (Guayana mit kurzer, rigoroser Trockenzeit, Blatt der Baumkronen); 8. Blatt derselben Art aus derselben Zone, jedoch vom Jungwuchs des Unterholzes, mit echter Träufelspitze, da 60% der begleitenden andern Pflanzenarten ebenfalls beim Jungwuchs ausgezogene Blattspitzen aufweisen.

zeigen deutliche Träufelspitzen, während die Blätter der obersten Baumkronen ohne sie auskommen (Abb. 39/7,8). Die drei *Tabebuia*-Arten (Abb. 39/4,5,6) geben ein Beispiel, wie bei derselben Gattung die Blattgestalt im Einklang mit den Klimarhythmen wechselt: *Gerade bei kurzer, scharf ausgeprägter Trockenzeit in einem sonst feuchten Jahresklima erscheinen die deutlichsten Träufelspitzen!*

Schließlich besteht ein unzweifelhafter Zusammenhang zwischen der möglichen Wirkung der Träufelspitzen* und der Benetzbarkeit der Blätter im Tropenwald: Die wichtigste Lebenstätigkeit junger, gegen Wasserverlust empfindlicher Blätter ist nicht die Assimilation, sondern das rasche und möglichst ungestörte Wachstum. Auffallend viele Jungblätter der Tropenwälder sind zunächst unbenetzbar, so daß sie noch Stunden nach einem Regenfall mit Wassertropfen über und über beperlt sind. Dagegen sind ausgewachsene Blätter fast immer benetzbar. Das Regenwasser haftet nicht auf ihnen, sondern bildet einen feinen, beweglichen Wasserfilm, der gegen die Träufelspitze hin abfließt. So ist das assimilierende Altblatt schon wenige Minuten nach dem Regen wieder trocken, während die Jungblätter noch immer betaut erscheinen, sogar obwohl das Jungblatt sehr häufig – im Gegensatz zum Altblatt – eine fast vertikale Stellung einnimmt. Beispiele für diese Zusammenhänge finden sich bei vielen Araceen, Marattiaceen und anderen kahlen Blattypen. Ursache der raschen Ausbreitung und Verflachung des Wassers, also Ursache der Benetzbarkeit dürfte das Fehlen jener wachsartigen Substanzen auf der Kutikula sein, welche die jungen Blätter ausscheiden, den älteren jedoch verlorengehen. In trockenen Waldtypen hängt die Benetzbarkeit der Blattflächen von dichten Papillen der Oberhautzellen oder von ihrem Haarfilz ab (z.B. bei vielen Melastomaceen). Das Problem der Benetzbarkeit von Blättern ist bereits von Darwin (1899) aufgeworfen worden, fordert aber noch heute Beobachtungen am natürlichen Standort zu seiner Klärung heraus.

Wenn wir im folgenden die Träufelspitzen als 9. Blattkategorie einführen, so geschieht das ohne Rücksicht darauf, ob es sich um echte, funktionelle, oder nur um rein morphologische Formen handelt. Der Ausdruck „Träufelspitze" bezieht sich nur auf die Form, die funktionell wirken kann, aber durchaus nicht muß.

Zu diesen 9 Blattkategorien kommen nun die von Nr. 10 aufwärts, die alle der Form der Spreite vorbehalten sind. In ihrer Vielgestaltigkeit manifestiert sich dabei das wichtigste Merkmal für eine Einschätzung der Blattmannigfaltigkeit. „Der Biologe hat . . . allen Grund, die Formenvielfalt des Lebens ernst zu nehmen. Sie ist keine unangenehme, weil verwirrende Randerscheinung, sie ist ein elementarer Wesenszug der organischen Materie" (Osche 1975). Und sie ist – könnte man hinzufügen – gerade dort am eindrucksvollsten, wo optimale Bedingungen optimale Ökosysteme möglich machen. Um diese Vielfalt der Blattgestalten zu übersehen, ist es notwendig, die unzähligen Einzelformen auf wenige Formenkategorien zurückzuführen und sich dabei auf ganz wenige Einteilungsprinzipien, die sich in der Praxis bewährt haben, zu beschränken. Dabei erweist sich der Vorschlag von O. Stocker (Manuskr. 1975), das Längen-Breiten-Verhältnis der Blattspreiten in den Vordergrund zu stellen als ungemein brauchbar.

Die folgende Aufstellung der Formenkategorien berücksichtigt vor allem die tropischen Verhältnisse, sie läßt sich aber – und das ist für alle vergleichenden Betrachtungen unabdingbar – auch auf jede beliebige Art von extratropischer Vegetation anwenden. Auf die jahrelangen Vorstudien, die schließlich zu dieser Formenreihe führten, soll hier nicht eingegangen werden.

---

* J.M. Dean und A.P. Smith wiesen in einer soeben erschienenen Arbeit (1978) in Feldversuchen an *Machaerium arboreum*, einer zentralamerikanischen Liane, nach, daß Träufelspitzen tatsächlich wasserableitend sind und unter anderem als Schutz gegen Epiphyllen positiven Selektionswert haben können.

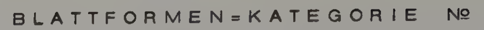


Abb. 40. Blattformenkategorien in Beispielen.

Formenkategorien der Blattspreite:
Blattkategorie

Nr. 10. *Normalblatt:* Die spindelförmige, ovale oder ellyptische Form (Abb. 38/1–12 und Abb. 40, Kat. 10).

Nr. 11. *Regenwaldblatt:* Ein ellyptisches Blatt, das derart in die Länge gestreckt ist, daß die Seitenränder parallel laufen. Der Unterschied zur Kategorie 10 erscheint gering, die Beziehung zu den tropischen Optimalwaldtypen ist jedoch derart bezeichnend, daß sich diese Spreitenform als eigene Formenklasse rechtfertigt. Dabei kommen „Regenwaldblätter" auch außerhalb des Regenwaldes vor; wichtig ist nur, daß sie nirgends so häufig vorkommen wie eben im Regenwald (Abb. 40, Kat. 11).

Nr. 12. *Langblatt:* Seine Breite macht nur 10–25% der Länge aus; dabei ist die Gestalt als solche nicht wesentlich, es kann sich um lanzettliche, schmalspatelige, schmal-spießförmige oder schwertförmige Blätter handeln (Abb. 40, Kat. 12).

Nr. 13. *Grasblatt* (graminoides Blatt): Die Breite beträgt unter 10% der Länge. Das Blatt kann wirklich einer Graminee, es kann aber auch irgendeiner andern Pflanzenfamilie angehören; der Ausdruck „Grasblatt" bedeutet also nur eine schmal-lineare Form mit lang ausgezogener Spitze, wie sie bei Cyperaceen, Liliaceen, Thurneraceen und vielen andern Familien vorkommt (Abb. 40, Kat. 13).

Nr. 14. *Kleinflächenblatt:* Gleichsam im Gegensatz zur ursprünglichen Aufgabe des Blattes, eine große Assimilationsfläche zu entwickeln, ist das Kleinflächenblatt auf sparsamsten Transpirationsverlust eingestellt. Hierher gehört also das borsten- oder grannenförmige Blatt, das eng gerollte oder gefaltete Blatt, das erikoide oder schuppenförmige Blatt (Abb. 40, Kat. 14).

Nr. 15. *Nadelblatt* (aciculares Blatt): Vorwiegend bei Koniferen (Abb. 40, Kat. 15).

Nr. 16. *Vollflächenblatt* (Abb. 41): Hierher gehören jene Formen, die breite, geschlossene Flächen entwickeln. Dabei ist es unwichtig, ob die Spreiten kreisrund, herzförmig, trapezförmig oder vieleckig erscheinen. Maßgebend gegenüber den vorhergehenden Kategorien ist, daß die Blattbreite über 50% der Länge ausmacht (Abb. 40, Kat. 16).

Nr. 17. *Teilflächenblatt* (Abb. 41): Zerteilte Blätter mit hand- oder fiederförmig zerteilter Spreite (Abb. 40, Kat. 17).

Nr. 18. *Sukkulentes Blatt:* Stielrunde, kugelige, ellypsoidische oder keulenförmige Spreiten (Abb. 40, Kat. 18).

Nr. 19. (und weitere Nummern): Sonderformen: Spreiten, die durch ihr Abweichen vom normalen Blatt das freie Spiel der Variation belegen, wie etwa durchlochte, krug-, röhrenförmige, extrem panaschierte, extrem heterophylle und asymmetrische Blätter, Blätter mit großen Drüsen, besonderen Anhängseln etc. Dabei zählt jede einzelne Sonderform bei der statistischen Verwertung als eigene Formkategorie, so daß die Zahl der Blattkategorien größer als 19 sein kann und – im Falle einer Vegetation von optimumnahem Charakter – auch sein wird.

Wenn trotz dieser so vereinfachten und deutlich begrenzten Gruppierung Zweifel über die Zugehörigkeit einer Blattform auftauchen, so kann



Abb. 41. Vollflächenblatt (*Calathea lutea*) und Teilflächenblatt (Cycadacee *Asplundia*) der Staudenschicht des feuchten Passatwaldes. Higuerote, Nordvenezuela.

das zu einer vereinzelten Fehlentscheidung führen; da es sich jedoch immer um statistische Größen, die auf der Beobachtung von sehr vielen Einzelblättern fußen, handelt, wird sich der Fehler im Gesamtbild nicht allzu störend auswirken. Jedenfalls hat sich die vorgeschlagene Einteilung in Kategorien in der Praxis bewährt und ist damit gerechtfertigt. Im speziellen Teil – also der Beschreibung der wichtigsten tropischen Vegetationstypen – sind die Blattkategorien jeweils in Tabellen und nach der hier angegebenen Numerierung angeführt.

1.2 Komplexe Merkmale (Vegetationsmerkmale)

Der Ökologe hat es bei seiner Feldarbeit niemals mit Einzelpflanzen zu tun, sondern immer mit Pflanzengruppierungen. Trotzdem sind die oben besprochenen Merkmale der Einzelpflanzen zum Verständnis der Gesamtvegetation unentbehrlich – nur sind sie auf dieser höheren Integrationsstufe, da es sich hier um Massenerscheinungen handelt, nicht mehr als einfache Alternative (vorhanden? oder nicht vorhanden?) einzusetzen, sondern als statistische Werte.

Ein Beispiel: Es ist praktisch immer eindeutig zu entscheiden, ob das Blatt einer Pflanzenart ganzrandig oder gezähnt ist. In der Pflanzengemeinschaft ist die Fragestellung so: Wie viele Pflanzenarten der Gemeinschaft haben gezähnte, wie viele haben ganzrandige Blätter? Das Ergebnis – etwa in Prozenten ausgedrückt – zeigt, daß der Anteil der Arten mit gezähnten Blättern durchaus nicht zufällig ist, sondern sogar sehr bezeichnend für ganz bestimmte Vegetationstypen. Dabei ist es für die statistische Erhebung völlig gleichgültig, ob wir das statistische Ergebnis ökologisch durchschauen können. Es ist z.B. sehr fraglich, ob wir eine bündige Erklärung dafür haben, daß im extremen Regenwald gezähnte Blätter meist nur einen minimalen Prozentsatz erreichen, im trockenkahlen Wald dagegen einen sehr hohen.

Die Vegetation nur als eine Summe von Einzelpflanzen zu sehen, ist zwar nicht falsch, aber auch nicht ausreichend. Wir brauchen nicht nur die Mosaiksteine, sondern auch den Blickpunkt, um das Gesamtbild zu erfassen: Wie steht es um die Struktur der *ganzen* Pflanzengemeinschaft? In der Horizontalen kann der Bestand homogen oder fleckenweise gemustert sein. In der Vertikalen ist es vor allem der Aufbau in Schichten, in dem strukturelle Eigenschaften der Gemeinschaft zum Ausdruck kommen.

Dabei ist grundsätzlich zwischen *Profil* und *Bisekt* zu unterscheiden: Ein Profil ist ein Vegetationsstreifen von ganz bestimmter Länge und Breite. Es kann im Aufriß und Grundriß dargestellt werden. Vielfach können wir auf Vegetationsprofile, die für speziell forstliche Zwecke der Waldbauer ermittelt wurden, zurückgreifen, obwohl ihre Profile meist nur die Baumarten mit einem Durchmesser des Stammes von über 10 cm erfassen. Da in tropischen Wäldern die Zahl der Holzarten gegenüber der der krautigen oder strauchigen Arten bei weitem überwiegt, bekommen die Ergebnisse und Vorarbeiten der forstlichen Waldkunde für den Ökologen großen Wert. Um so mehr, als wir aus vielen Gebieten nur solche forstlichen Angaben haben, während Untersuchungen, die sich auf alle Lebensformen des Waldes beziehen, fast überall fehlen.

So sind neben den oft unerreichbaren Artenzahlen die Zahlen der Baumarten leichter erreichbar und zugleich signifikativ für den Gesamteindruck der Pflanzengesellschaft.

Da z.B. der tropische Optimalwald viel mehr Holzarten hat als jeder noch so gemischte Bestand höherer Breiten, brauchen wir einen Maßstab für diese Holzartenmischung, und die Daten zu seiner Berechnung finden wir in den Tabellen der forstlichen Bestandsaufnahmen.

Dieser *Mischungsgrad* läßt sich (in Abwandlung der Berechnungsweise von JENTSCH 1911) durch den Prozentsatz der Arten angeben, die eine Stammzahl von 100 Bäumen zusammensetzen. Gehen wir von einem europäischen Beispiel aus, einem für diese Breiten stark gemischten Buchen-, Fichten-, Tannen-, Föhren-, Bir-

kenwald, der auf einem ha 304 Stämme über 10 cm Durchmesser hat: Der Mischungsgrad wäre hier also ausgedrückt durch

$$\frac{5 \cdot 100}{304} = 1{,}6\%$$

Der Mischungsgrad tropischer Wälder wird durch größenordnungsmäßig ähnliche Stammzahlen, aber bedeutend höhere Artenzahlen bestimmt. Als Beispiel ein Tieflandswald aus Venezuela (Caimital der Llanos, nach LAMPRECHT 1969): Hier wachsen auf dem Hektar 248 Stämme von 42 verschiedenen Arten. Der Mischungsgrad ist also

$$\frac{42 \cdot 100}{248} = 14{,}8\%$$

Für die Forstwirtschaft mag ein besonders reichlich Holz liefernder Wald von nur 1% Mischungsgrad „optimal" erscheinen; für den Ökologen hat eine solche „Holzfabrik" (sei es ein Fichtenreinbestand in Europa oder ein Eukalyptusforst in Argentinien) nichts mit seiner Vorstellung eines Optimalwaldes zu tun. Auf der ganzen Skala vom Pessimum der Halbwüste bis zum tropischen Optimalwald haben wir beobachtet, daß das schlechthin Entscheidende die Zunahme der Mannigfaltigkeit ist. Mannigfaltiger werden die Baumgestalten, die Wurzelformen, die Blattformen und vieles andere.

Um diese hier nur theoretischen Überlegungen auf eine sichere Basis zu stellen, ist es notwendig, unter den unzähligen Merkmalen der Pflanzengesellschaften jene herauszufinden, die sich am besten für einen weltweiten Vegetationsvergleich – einschließlich der schwierigen tropischen Optimalvegetation – bewähren. Dabei stützen wir uns auf die bekannten Methoden der floristischen Vegetationsaufnahmen und – wo diese nicht durchführbar sind – auf Methoden, die uns ermöglichen, physiognomische Tatsachen zu registrieren und statistisch auszuwerten.

1.2.1 Die floristische Vegetationsaufnahme

Jede Vegetationsaufnahme besteht im Grunde darin, in Buchstaben und Zahlen umzusetzen, was man im Augenblick der Naturbegegnung vor sich hat. Dabei ist das Ziel dieser Feldarbeit ein doppeltes: Das *Notieren* zwingt zur eingehenden Beobachtung, das *Notierte* soll ermöglichen, die Ganzheit des beobachteten Bestandes wieder deutlich machen zu können. Jede der sogenannten pflanzensoziologischen Schulen erhebt den Anspruch, die allein zum Erfolg führende Art und Weise der Vegetationsanalyse zu bieten. Es geht jedoch nicht darum, sich für die eine oder andere Methodik zu entscheiden, sondern sich vielmehr jeweils des Verfahrens zu bedienen, das für die „Reproduktion" am meisten Erfolg verspricht. Unter „Reproduktion" verstehe ich nicht nur die Zusammenstellung aller meß- und zählbaren Angaben, nicht nur den übersichtlichen Zahlenspiegel, der sich aus ihnen ergibt, sondern auch die Möglichkeit, aus den Notizen ein anschauliches und wirklichkeitsgetreues Bild des Bestandes jederzeit ins Bewußtsein heben zu können; außerdem aber auch anderen, die den Bestand niemals erlebt haben, eine Vorstellung der untersuchten Vegetation zu vermitteln.

Ob eine solche sowohl analytische wie synthetische Reproduktion möglich ist, hängt vom *Bearbeiter* des Bestandes und von der *Vegetation* selbst ab:

- Der *Bearbeiter* sollte imstande sein, dank der „Kurzschrift" seiner Datenerarbeitung möglichst viele und bezeichnende Tatsachen zu fixieren. Dabei sollte er frei unter den angebotenen Methoden wählen können. Zum Beispiel also Angaben über Deckungsgrad, Konstanz, Treuegrad, Differenzialarten nach BRAUN-BLANQUET (1964) anstreben, die Verteilungsgrade (Dispersion) etwa nach NORDHAGEN (1927) bestimmen, das Lebensformenspektrum und die Aspekte nach GAMS (1918) zusammenstellen, und sich etwa für die soziologische Einstufung des Bestandes der Arbeitsweise von DU RIETZ (1921) bedienen. Auch sollte es dem Ökologen unbenommen bleiben, Methoden, die sich aus seiner eigenen Vegetationsbegegnung ergaben, anzuwenden.
  Manchmal sind die üblichen Angaben über Deckungsgrad, Dispersion, Konstanz, Vitalität und Aspekt ausreichende Voraussetzungen für die angestrebte Reproduktion. – Manchmal aber auch nicht!
- Es zeigt sich, daß dafür die *Vegetation* selbst entscheidend ist: Je näher dem Pessimum, um so einfacher und leichter faßbar sind die Einzeldaten zu gewinnen, um so zwangloser ergibt sich aus ihnen das synthetische Bild. Vor allem aber setzt ein so – nach den üblichen Verfahren – erstellter Bestandesabriß eine vollständige Artenkenntnis voraus. Eine Voraussetzung also, die in optimalen Bestandestypen, oder auch bisher fremden Vegetationsformen vielfach Wunschbild bleiben muß.



Abb. 42. Halbwüste bei Udaipur (Zentralindien) mit gleichem Lebensformenspektrum, aber verschiedenem Artenspiegel, wie der des Antiatlas. *Teconella undulata*, *Fraxinus* spec. und andere Rutenbäume, dazu *Capparis decidua* und die sukkulente *Euphorbia caducifolia*.



Abb. 43. Halbwüste des Antiatlas; das Lebensformenspektrum ist durch „Rutenbäume" (*Argelia spinosa*), Dornsträucher und sukkulente Euphorbien bestimmt.

In solchen Fällen stellt man sich die Frage, ob man wirklich auf jede ökologische Schlußfolgerung zu verzichten hat. Wenn man z. B. zwei Waldbestände – der eine asiatisch, der andere amerikanisch –, welche unter ähnlichen klimatischen und edaphischen Bedingungen entstanden, aber ihrem Artenspiegel nach völlig verschieden sind, miteinander vergleicht, werden sich schon aus Gründen des strukturellen Aufbaus und ihrer Lebensformenspektren Ähnlichkeiten und Unterschiede herausarbeiten lassen, die aufschlußreich erscheinen. So zeigen – um ein zweites Beispiel anzuführen – die Halbwüste der Umgebung von Udaipur in Zentralindien (Abb. 42) und die physiognomisch ähnliche Halbwüste von Tufraout im afrikanischen Antiatlas (Abb. 43) große Affinitäten, obwohl sie keine einzige gemeinsame Art aufweisen. Für die beiden Lebensformenspektren sind kleinblättrige Bäume mit rutenförmigen Ästen und jeweils eine adventive, sukkulente Euphorbiacee – freilich zwei verschiedene Arten – typisch. Soll bei solcher Sachlage, das, was sich offensichtlich darbietet, aus dem forschenden Blickwinkel gerückt werden, bloß weil einige oder sogar die meisten Artnamen fehlen?

Es gibt nun tatsächlich eine Reihe von Merkmalen, die in solchen Fällen eine gewisse Reproduktion auch ohne Artenlisten möglich machen; ganz abgesehen davon, daß die erfolgreiche Reproduktion nur jenen Lesern möglich ist, die mindestens dieselbe Artenkenntnis und Artenvorstellung gegenwärtig haben wie der Autor selbst! Da die Methoden der Pflanzensoziologie, welche auf floristischer Einsicht beruhen, bekannt und in der pflanzensoziologischen Literatur für jeden Fachmann greifbar sind, sollen hier nur – als Ergänzung dazu – einige Merkmale einer Aufnahmetechnik angeführt werden, welche uns ermöglicht, ein physiognomisch und statistisch aufschlußreiches Bild der Vegetation zu entwerfen – auch ohne taxonomische Routine.

1.2.2 Die physiognomische Vegetationsaufnahme

Die physiognomische Vegetationsaufnahme ist ein unentbehrlicher Notbehelf, um weltweite Vegetationsvergleiche optimaler oder für uns neuer Bestände durchführen zu können.

Die Feldarbeit beginnt mit der Beobachtung der Pflanzendecke im großen und zugleich der Eigentümlichkeiten ihres Standortes. Die Auswahl der zu untersuchenden Vegetation erfolgt nach dem Grundsatz, möglichst homogen bewachsene Flächen aufzufinden. Der gewählte Bestand wird dann in alle Richtungen durchstreift, um sicher zu sein, daß es sich um eine einheitliche Vegetationsdecke handelt und nicht etwa um ein Mosaik, dessen Bestandteile ja für sich untersucht werden müßten. Der nächste Schritt zielt auf eine Bestimmung der Artenzahl ab, und zwar mittels einer Linientaxierung nach folgender Methode:

Ermittelt wird die Zahl der Arten auf gleichgroßen Probeflächen. Bei der praktischen Arbeit hat sich ergeben, daß der Beobachter eine rechteckige Probefläche – zwei nebeneinander markierte Flächen zu je 1 m² – meist gut überblicken kann. Für die Baumschicht beobachtet man am besten durch einen 45° geneigten Spiegel, zum Beispiel mit dem Spiegelgerät von Ramjenskij (1929) – nur mit dem Unterschied, daß die Proportion der Spiegelfläche 1 : 2 der Form der Bodenfläche

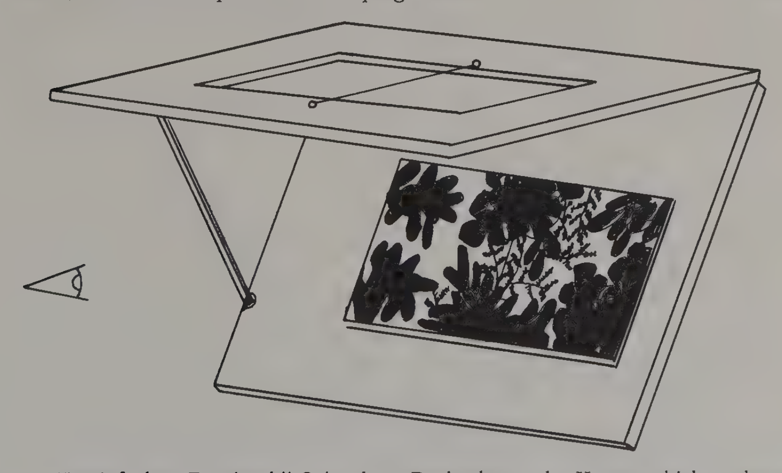


Abb. 44. Vereinfachter Ramjenskij-Spiegel zur Beobachtung der Kronenschicht mehrschichtiger Bestände.

entspricht. Abb. 44 zeigt den vereinfachten Ramjenskij-Spiegel beim Gebrauch: Man erkennt im Laubwerk über dem Beobachter bequem, daß es sich um drei Baumarten handelt. Auch die Deckungsgrade der Laubkronenschicht läßt sich mit diesem Gerät genauer abschätzen als mit bloßem Auge: In unserer Abb. 44 etwa 75%.

Nachdem auf der ersten Probefläche die Arten notiert sind, folgen die weiteren Flächen in ungefähr gleichmäßigen Abständen und in Richtung der gewählten Linie (Abb. 45 oben), und zwar so lange, bis auf einer Reihe von Probeflächen keine neuen Arten mehr hinzukommen. Manchmal genügen 20 solche Flächen, in Fällen mit optimumnaher Vegetation sind meist über 80 notwendig. Wenn es die Problemstellung erfordert, kann man zu jeder unterschiedenen Art weitere Daten notieren; etwa Deckungsgrade, Aspekte, Oberflächenaktivität etc. Unbedingt notwendig ist nur, daß die vorhandenen Arten durch die Notizen festgehalten werden.

In Abb. 45 ist so eine Linienaufnahme in einer *Axonopus*-Savanne der venezolanischen Küstenkordillere, so wie sie sich bei der Feldaufnahme ergab, dargestellt:

Im ersten Rechteck wurden notiert (bekannte Arten mit ihrem wissenschaftlichen Namen, unbekannte mit einem bezeichnenden Kennwort, das, wenn eine

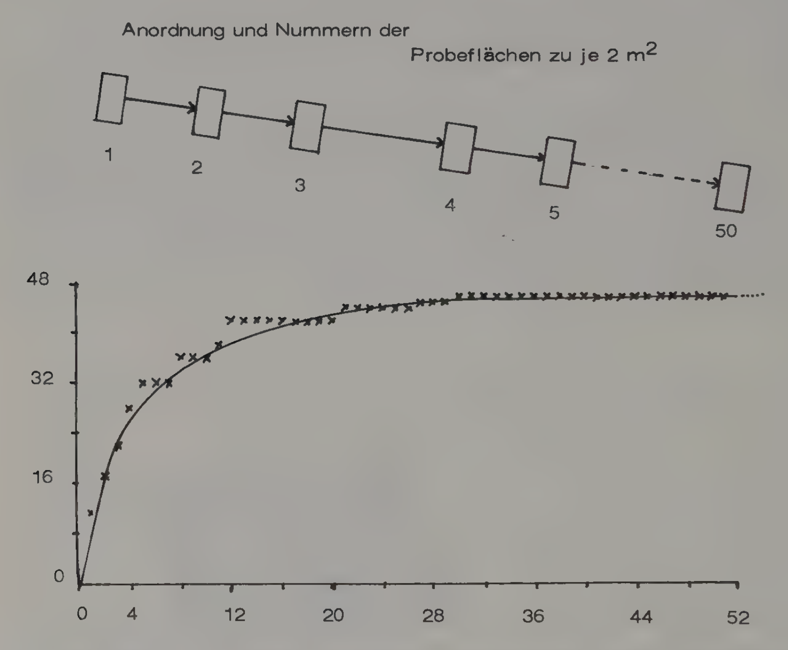


Abb. 45. Beispiel einer nur teilweise floristischen Linientaxierung in einer *Axonopus*-Savanne der venezolanischen Küstenkordillere. Oben: Anordnung der Probeflächen. Der Abstand wurde auf ungefähr 2,5 m angesetzt; zwischen Probefläche 3 und 4 wurde er größer gewählt, weil der sonst homogene Bestand durch ein Termitennest gestört war. Unten: Art-Arealkurve. Abszisse: Die Zahl der Probeflächen (1–50); Ordinate: Die Zahl der Arten (im ganzen 46).

nachträgliche Bestimmung erfolgt, in den üblichen lateinischen umgesetzt werden kann):

Axonopus aureus
Andropogon spec. II
Axonopus spec. III
Setaria geniculata
Scieria hirtella
Cyperacee, kahl
Cyperacee, behaarte Spreiten
Zornia diphylla
Psidium guayaba
Melastomacee, rotblättrig
Kraut mit unten silberigen Fingerblättern

Also 11 Arten, von denen zwar nur 5 bekannt waren, die aber als verschieden zu erkennen und zu zählen waren. In der zweiten Probefläche kamen 6 weitere Arten hinzu:

Hypericum thesiifolium
Polygala/langer Blütenstand
Leguminosae gen. I
Leguminosae gen. II
Evolvulus sericeus
Iridaceae gen.

Daß von der ersten Probefläche einige Arten wieder auftauchen, andere nicht mehr, bleibt unberücksichtigt. So werden von Probefläche zu Probefläche immer weniger neu hinzukommende Arten zu notieren bleiben. Tab. 1 zeigt das Aufnahmeprotokoll:

Tab. 1. Protokoll einer Linienaufnahme zur Bestimmung der Artenzahl. Axonopetum, Küstenkordillere

Probefläche Nr.	Artenzahl	Artensumme	Probefläche	Artenzahl	Artensumme
1	11	11	11	2	38
2	6	17	12	4	42
3	5	22	13–20	0	42
4	6	28	21	2	44
5	4	32	22–26	0	44
6–7	0	32	27	1	45
8	4	36	28	0	45
9–10	0	36	29	1	46
			30–50	0	46

Von der 30. Probefläche an bis zur 50. kam keine neue Art hinzu; damit ist die Artenzahl des Bestandes zwar nicht mit absoluter, immerhin aber mit annähernder Genauigkeit ermittelt. Was sagt uns nun diese Zahl?

Da die Artenzahlen von Pflanzengemeinschaften zwischen nahezu 1000 und 1 schwanken können, bedeutet die Anzahl von 46 Arten des Axonopetums eine eher artenarme Gesellschaft. Zudem verbirgt sich hinter dieser Zahl eine Möglichkeit, Schlüsse hinsichtlich des Individuenreichtums und der Standortqualitäten zu ziehen:

Schon Thienemann (1920, 1941) und sein Vorläufer Möbius (1877) haben nachgewiesen, daß für *pessimumnahe Vegetationstypen geringe Artenzahlen und hohe Individuenzahlen* bezeichnend sind. Der ungünstige Standort ist nur ganz weni-

gen Arten zugänglich. Da diese wenigen Arten dort nur wenige wettbewerbsaktive „Gegner“ vorfinden, können sie sich ungehindert vermehren, den ganzen Standortraum ausfüllen und damit hohe Individuenzahlen pro Flächeneinheit erreichen. Für *optimumnahe Vegetation ist somit eine hohe Artenzahl und eine* für jede der vielen beteiligten Arten *geringe Individuenzahl charakteristisch.*

Der optimale Standort toleriert Arten mit sehr verschiedener idioformer Ausbildung, während der pessimale nur jene wenigen Arten toleriert, deren idioforme Ausrüstung dem Gebot einer konformen „Antwort“ der Art auf die Ungunst des Standortes entspricht. Wo diese „Antwort“ nicht gegeben werden kann, ist der betreffenden Art die Lebensmöglichkeit verschlossen.

Die Artenzahl ist einer der wichtigsten Hinweise auf den Grad der Diversität der Pflanzengesellschaft und damit auch auf ihren Gradienten im Skalenfeld zwischen Pessimum und Optimum. Die Linienaufnahme gibt aber noch weitere wichtige Aufschlüsse! Trägt man ihre Ergebnisse in ein Koordinatensystem ein, in Form der Art-Areal-Kurve (Abb. 45 unten), so ergibt sich der Grad der Zuverlässigkeit der gefundenen Artenzahl. Je mehr sich die Kurve in asymptotischer Annäherung der Horizontalen nähert, desto höher wird die Genauigkeit der ermittelten Artenzahl zu bewerten sein.

Jede Pflanzengesellschaft braucht ein gewisses Ausmaß an Raum. Ist der vorhandene Raum zu klein, so kommt es nur zur Ausbildung von Assoziationsfragmenten. Auch muß der Raum, der untersucht werden soll, so groß gewählt sein, daß er als Ausschnitt die Ganzheit der Gesellschaft mit der gewünschten Genauigkeit repräsentiert. Unsere Artenzahl-Areal-Kurve gestattet nun, dieses „ausreichend genau“ statistisch zu fassen: Die Artenzahl des Axonopetums war 46. Sie wurde erreicht mit der Aufnahme der 30. Probefläche. Also wäre ein Areal von

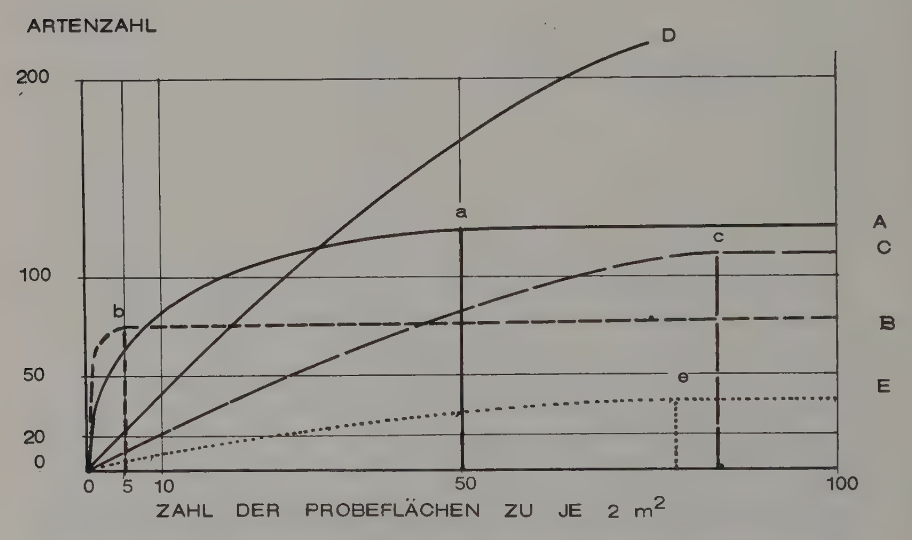


Abb. 46. Artenzahl-Arealkurven (A–D) und die daraus abgeleiteten Minimiareale (a–d). Erklärung im Text.

60 m² ausreichend, um 100% der wahrgenommenen Arten zu erfassen. Eine Probefläche von 8 × 8 m muß daher als repräsentativer Vegetationsausschnitt gelten – mit anderen Worten, das Minimiareal des behandelten Axonopetums ist 60 bzw. 64 m². Bei optimumnahen Pflanzengesellschaften muß man mit viel größeren Minimiarealen rechnen und erreicht erst bei monatelanger Arbeit annähernd 100% der Arten. In solchen Fällen muß man sich mit einem Minimiareal begnügen, das nur 95% oder gar nur 90% der gesamten Artenzahl präsent hält. Für den Fall unseres Axonopetums wäre das 95%-Minimiareal bei der 21. Probefläche, also bei 42 m² erreicht. Gehen wir mit unseren Ansprüchen auf das 90%-Minimiareal zurück, resultiert eine Fläche von nur 24 m² (bis Probefläche 12) – also für die Praxis eine Fläche von 5 × 5 m

Schließlich zeigt die Artenzahl-Areal-Kurve gerade dort, wo sie von der mathematisch errechneten abweicht, einige weitere Bestandeseigenschaften, die in Abb. 46 von typischen Kurven abzulesen sind:

- Die Kurve A bezieht sich auf einen Bestand, der die Erfordernisse der mathematischen Kurve beinahe vollkommen erfüllt. Der Buchstabe a deutet die aus A zu folgernde Minimiarealgröße – hier ein 100%-Minimiareal von 50 m² – an.
- Der steile Anstieg gleich zu Anfang und das baldige Einschwenken in die Horizontale weist darauf hin, daß die Pflanzengesellschaft (hier eine Flechtengesellschaft der Páramos) sich schon auf einem kleinen Areal entwickeln kann (Abb. 46 B und b).
- Langsamer Anstieg und verzögerte Annäherung an die Horizontale bedeutet großen Raumbedarf (Kurve C und c).
- Bleibt die Kurve dauernd steil und der 45°-Richtung angenähert, so beweist das, daß die notwendige Mindestgröße nicht erreicht wurde, das Minimiareal also unbekannt geblieben ist. In solchen Fällen (Kurve D – „d“ fehlt!) muß die Linienaufnahme verlängert werden und zugleich mit einem vielleicht nur 80%igen Gehalt der Arten für das Minimiareal gerechnet werden.
- Artenarme Pflanzengesellschaften mit großen Individuenzahlen und weiten vegetationslosen Zwischenräumen zeigt meist eine ganz allmählich aufsteigende Kurve (E), deren horizontaler Teil trotzdem rasch zu bestimmen ist, weil die einzelne Probefläche uns ja nur wenige Minuten beschäftigt: Das Minimiareal (e) ist also zwar groß, aber leicht zu übersehen.

Die dem Minimiareal entsprechende Artenzahl gibt dem Ökologen einen ersten Anhaltspunkt für die Einschätzung des wichtigsten Vegetationsmerkmals, der Diversität. Die im Folgenden besprochene Ermittlung der Anzahl der für den Bestand typischen Blattkategorien ergibt ein weiteres für die Diversität bezeichnendes Maß.

1.2.3 Blattkategorie und Diversitätskennzahl

Theoretisch könnte man jedes beliebige Organ der Pflanze als Maß der Mannigfaltigkeit auswerten. Da es hier jedoch um ökologische Ziele geht, sind die Blätter gewählt worden. Sie haben sich – wie bereits erwähnt – bei der praktischen Arbeit am besten bewährt. Je pessimumnäher der Standort ist, desto genauer muß ihm die Blattform angepaßt sein. Angehörige phylogenetisch weit voneinander entfernte Sippen weisen an solchen Orten erstaunlich ähnliche Blattformen auf, während an optimumnahen Standorten die Selektion in dieser Richtung nur ganz gering wirksam wird und selbst nahe verwandte Sippen ganz verschiedene Möglichkeiten

ihrer idioformen Ausstattungen nebeneinander realisieren können, ohne Einbußen an Lebenstüchtigkeit zu erleiden.

Natürlich sind Artenzahl und Blattformenzahl zum Teil voneinander abhängige Größen; zum Teil – und darauf kommt es an – sind sie aber auch voneinander unabhängig. Es war naheliegend, beide Maßzahlen als Parameter der Mannigfaltigkeit in einer einzigen Kennzahl zusammenzufassen. Um das zu erreichen, wurden die üblichen statistischen Mengenbeziehungen durchgeprobt. Dabei zeigte sich, daß das Verhältnis der beiden Größen im Grunde ein multiplikatives ist, und ich bin Prof. Dr. MICHALUP, dem Ordinarius für Statistik der Zentraluniversität von Caracas, sehr zu Dank verpflichtet, daß er das Verhältnis der beiden statistischen Massen überprüfte und damit die von mir praktisch angewandte Kennzahl der Diversität theoretisch unterbaute. Wir bezeichnen die Kennzahl als Diversitätskoeffizient (C_d) und definieren sie als einfaches Produkt der Artenzahl (a) und der Zahl der Blattkategorien (f).

$$C_d = a.f$$

Schon beim einfachsten Fall, einer pessimalen Vegetation mit nur einer homophyllen Art zeigt sich der multiplikative Charakter der Mengenbeziehung: $1.1 = 1$ Hier beginnt die Reihe der Mannigfaltigkeit, die mit der Kennzahl des üppigsten Optimalwaldes endet. Im Fall einer heterophyllen Einartgesellschaft, oder einer Gesellschaft von zwei homophyllen Arten ist der Koeffizient = 2. Ein Beispiel für eine pessimumnahe Vegetation aus Europa bildet die norddeutsche Heide, dieses Urmuster einer Pflanzengesellschaft, seitdem ALEXANDER VON HUMBOLDT sie als solche erkannt und als erster definiert hat. In einem extrem armen Bestand finden sich zusammen: *Calluna vulgaris, Erica tetralix, Nardus stricta, Festuca ovina, Aira discolor* und *Juniperus communis*. Die beiden Ericaceen mit ihren winzigen Rollblättern und die drei Gräser mit ihren eingerollten Borstenblättern gehören zur Blattformenkategorie „14“, der Wacholder zu Kategorie „15“ (vgl. Seite 89). Zwei Blattypen sind leptophyll, die übrigen mikrophyll. Besonders strukturierte Blattränder oder -spitzen kommen nicht vor. Insgesamt also handelt es sich um die Artenzahl „6“ und die Blattkategorienzahl „4“. Die Diversitätskennzahl ist somit

$$Cd = 24.$$

Derart niedrige Indikatorzahlen für die Diversität kommen auch in den Tropen vor, ja sogar noch häufiger als in den gemäßigten Zonen. Dagegen sind die Maximalwerte, die um 20000 herum anzusetzen sein werden, nur in den Tropen und dort auch nur in besonders günstigen Standortslagen zu finden.

Zwischen den Werten dieser Größenordnung und dem Wert 1 können nun alle Pflanzengesellschaften der Erde nach ihrem Mannigfaltigkeitsgrad eingestuft werden. Damit ist eine vergleichende Behandlung aller denkbaren Vegetationstypen möglich, insbesondere auch der Vergleich zwischen tropischen und extratropischen Pflanzendecken.

2 Die tropischen Vegetationstypen

2.1 Begriffe und Methoden

Unter der Fülle von Merkmalen der Pflanzen und Pflanzengesellschaften wurden bisher jene besonders herausgestellt, die geeignet sind, im verwirrenden Mosaik der tropischen Vegetation einige wenige Ausprägungen ordnend zu erfassen. Mit andern Worten, es wurde von vielen Merkmalen abstrahiert und dafür wurden diejenigen hervorgehoben, welche eine weltweite Übersicht der tropischen Vegetationstypen ermöglichen.

Das Problem der Gliederung der Vegetation ist seit Jahrzehnten von den verschiedenen „pflanzensoziologischen Schulen" auf ganz verschiedene Weise zu lösen versucht worden. Die weitverbreitete „Schule von Zürich-Montepellier" (BRAUN-BLANQUET und Mitarbeiter) verwendet einen Typenbegriff, der auf der *floristischen* Analyse der Bestände beruht. Die Einheit, die sich bei dieser Analyse abzeichnet, ist die „Assoziation". Die Väter dieses Assoziationsbegriffes waren durchweg Systematiker, und so kann die „Assoziation" ihre Prägung durch eingefleischte Floristen nicht verleugnen. Der Begriff rief bücherfüllende Polemiken hervor, konnte sich aber trotzdem halten. Wirklich angreifbar ist er nur dort, wo ihm *alleinige* Gültigkeit für die Vegetationsforschung zugeschrieben wird. Für emphatische Anhänger der „Zürich-Montepellier-Schule" gilt, daß Vegetationseinheiten *nur* floristisch definiert und beschrieben werden können. So oft diese Behauptung auch aufgestellt wurde, sie ist falsch. Der umstrittene Begriff kann bestenfalls den Rang eines Primus inter pares beanspruchen. Tatsächlich hat ja auch der Brüsseler Botanikerkongreß (1910) den Assoziationsbegriff erweitert, indem er ihn durch drei gleichwertige Kennmale stützt: Außer der „floristischen Zusammensetzung" wurden „einheitliche Standortbedingungen" und „einheitliche Physiognomie" grundsätzlich anerkannt. Es muß nun dem Ökologen freigestellt bleiben, unter diesen drei Charakteren je nach seinem Forschungsobjekt und Forschungsziel den einen oder den anderen als Hauptkriterium seiner Vegetationsauffassung hervorzuheben.

Auch andere „Schulen" halten sich an die floristisch ausgerichtete Linie: die finnische Schule (CAJANDER 1909) unterscheidet ihre „Waldtypen" nach der floristischen Zusammensetzung der Feld- oder Bodenschicht und abstrahiert von der Baumschicht; die skandinavische Schule (DU RIETZ 1921) gliedert die Vegetation nach floristisch gefaßten „Soziationen". Wie schon erwähnt, muß für eine weltweite Übersicht der Vegetationstypen vorläufig auf eine solche floristische Charakterisierung verzichtet werden. Auch die Standortfaktoren sind nicht so genau bekannt, um etwa im Sinne der russischen Schule (SUKATSCHEW) die Vegetation in gut definierte Biocoenosen einzuteilen. Das einzige, das sich in den Tropen schon heute durch intensive Feldforschung einwandfrei feststellen läßt, sind physiognomisch unterscheidbare Vegetationtstypen!

Nach der Brüsseler Resolution der Vegetationsforscher müßte nun – in Umkehrung der dort gewählten Reihenfolge – die Physiognomie zugleich auch für bestimmte Standortfaktoren und eine bestimmte floristische Zusammensetzung gutstehen. Daß das nicht zutrifft, beweist die sogenannte Mannigfaltigkeitsregel (nach STOCKER 1952): „Die Mannigfaltigkeit der morphologischen Gestaltung und des physiologischen Geschehens ist größer als die

Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen." Die reichste und großartigste Formen- und Funktionenfülle entfaltet sich da, wo sich nur sehr wenige begrenzende Faktoren auswirken –, also an den optimalen Tropenstandorten.

Noch vager als an die Standortbedingungen ist die Bindung der floristischen Zusammensetzung an das physiognomische Bild: Es gibt z. B. physiognomisch weitgehend übereinstimmende Regenwaldtypen in Asien, Afrika und Amerika, die keine einzige Art, nur wenige Gattungen und höchstens einige Familien gemeinsam haben.

Außerdem stellt sich immer das Problem, Pflanzengesellschaften verschiedenen Ranges logisch zusammenzustellen. Der Versuch, floristisch erfaßte Vegetationstypen in ein System zu bringen, führte zu einer „Vegetationshierarchie" im Sinne BRAUN-BLANQUETS, die den Anschein eines linearen Aufbaus in Anlehnung an den taxonomischen Nexus erweckt. Bei Pflanzengesellschaften verschiedenen Ranges bestehen jedoch (GAMS 1941) eher mehrdimensionale, netzartig verflochtene Affinitäten, als solche, wie sie die Schule „Zürich-Montepellier" wahrhaben möchte. Das von dieser Schule ausgebaute Vegetationssystem ist konstruierte, stilisierte Wirklichkeit – eine beachtliche Leistung, aber doch nicht jene Wirklichkeit, welche die physiognomisch orientierte Feldforschung darzustellen bemüht ist.

Bleibt also die Frage nach der „physiognomischen Vegetationseinheit". Hier hat ELLENBERG (1960) den entscheidenden Schritt getan. Er nennt Einheiten gleicher Physiognomie – also Pflanzengemeinschaften mit einheitlichem Lebensformenspektrum – „*Formationen*". Da dieser terminus technicus auch in anderen Vegetationssystemen vorkommt, möchte ich ausdrücklich betonen, daß er im Rahmen unserer Darstellungen stets im Sinne ELLENBERGS zu verstehen sein wird.

Unsere Vegetationseinheit ist also die Formation.

Um die verschiedenen Formationen sinngemäß zu ordnen, bietet sich das Merkmal ihrer Diversität – und damit zugleich das ihrer ökologischen Organisationshöhe – an. Am Anfang eines solchen Systems der Formationen stehen diejenigen, welche die höchsten Diversitätskennzahlen (±20000) erreichen; am Ende die Formationen mit der Kennzahl „1". Ein Beispiel dieser Anordnung gibt Tab. 20 für die Tropen und Tab. 21 für ein extratropisches Gebiet (s. Seiten 276, 277).

Zunächst müssen die wichtigsten tropischen Formationen selbst behandelt werden. Das soll nach folgender Disposition – die freilich nicht immer verbindlich bleibt – geschehen:

Die Formation wird benannt und definiert, ihre Verbreitung angedeutet, ihr Standortsklima und ihre edaphischen Bedingungen werden gestreift. Dann folgen Angaben über die Lebensformen und die Gemeinschaften, zu denen sich diese zusammenschließen. Dabei wird durch Bisekte, Schichtdiagramme, Artenzahl-Areal-Kurven und Blattanalysen einerseits möglichste Anschaulichkeit angestrebt, andererseits zugleich die statistische Basis gegeben, aus der ihr Rang nach dem Diversitätsprinzip hervorgeht. Das Ziel ist, auf der Suche nach ökologischer Einsicht grundsätzlich der Feldforschung, und damit der Vegetation selbst, den Vorrang zu geben und dabei die Gesamtvegetation der Erde als Bezugssystem nicht aus dem Blickwinkel zu verlieren ...

Eine ausführliche Behandlung der klimatischen und edaphischen Bedingungen der einzelnen Formationen würde mehr Raum beanspruchen, als vorgesehen ist. Zur Erfassung des Klimas werden oft lange Zahlentabellen mitgeteilt. Diese sind freilich auch nötig, wenn es sich um intensive Einsichten in die Faktorengefüge handelt. Erfahrungsgemäß arbeitet aber der Leser eines einführenden Buches solche Tabellen nicht so eingehend durch, wie es nötig wäre, um sich ein gültiges Urteil über das Klima zu bilden. So versuchte ich in unserer Kurzfassung, diese Ar-

beit dem Leser gleichsam abzunehmen und statt der ominösen „Zahlenfriedhöfe" nur wenige kennzeichnende Zahlen – meist in abgerundeter Form – zu geben, oder – wo es sich nicht um Einzelwerte, sondern um netzartige Beziehungsgefüge handelt – das bewährte Klimadiagramm nach WALTER (1973) zu entwerfen.

Auf der Abszisse des Diagramms werden die Monate derart eingetragen, daß die warme Jahreszeit in die Mitte zu liegen kommt: Also auf der Nordhalbkugel der Juli, auf der Südhalbkugel der Jänner. Auf der Ordinate ist eine Skala aufgetragen, deren Teilstriche Stufen von je 10 °C und zugleich solche von je 20 mm Niederschlag bedeuten. Die Kurven geben die mittleren Monatswerte für die beiden Faktoren wieder. Das Verhältnis der Skala 10 °C = 20 mm Regen, d.h. 1:2 wird bei allen Diagrammen eingehalten. Wir setzen damit die Temperaturkurve (t) in Relation zur Niederschlagskurve (N) und benutzen sie an Stelle der nur für wenige Stationen vorhandenen Werte für die potentielle Evaporation (WALTER 1970). *In dem Diagramm zeichnen sich Trocken- und Regenzeit sogleich ab, je nachdem die t-Kurve über oder unter der N-Kurve verläuft.* Die schraffierte Fläche entspricht der relativ humiden Jahreszeit, dabei ist ihr oberer Teil schwarz gehalten; dieser Teil ist im Maßstab 1:10 reduziert, wenn der Monatsniederschlag 100 mm übersteigt, damit die Kurven räumlich beschränkt bleiben. Die punktierte Fläche entspricht der relativen Trocken- oder Dürrezeit. Ein vollständiges Klimadiagramm enthält noch weitere Angaben, wie die Höhe der Station über dem Meere, die mittlere Jahrestemperatur, den mittleren Jahresniederschlag, Angaben über Maxima und Minima etc. Diese Werte können auch fehlen, wenn die Unterlagen nicht ausreichen oder wenn es nur auf ganz generelle Angaben über das Großklima der behandelten Formation ankommt.*

Auch die Charakterisierung der Böden ist auf ganz wenige Merkmale beschränkt worden. Für die erstrebte Einsicht, die im Rahmen einer einführenden Tropenökologie noch zu bewältigen ist, muß die Unterscheidung weniger Bodentypen nach im Feld leicht faßbaren Merkmalen genügen. Die Buntheit der Tropenböden fällt jedem hier Reisenden auf. Sie beruht auf dem Grad der Lateritisierung. KELLOG (1953), MORTENSEN (1930) und MOHR und VAN BAREN (1954) haben nachgewiesen, daß es sich bei der Bodenfarbe in den Tropen um ein so bedeutsames Merkmal handelt, daß man, darauf basierend, zu einer brauchbaren Klassifizierung kommen kann. Dabei kann man sich auf die wichtigste Wurzelschicht beschränken, oder – wo irgend möglich – das ganze Bodenprofil schichtweise behandeln. Die Bodenfarben wurden nach den internationalen Soil Color Charts von MUNSELL (1975) bestimmt und durch die „Munsell notation"-Kürzel bezeichnet. Statt der Bodenfarbe kann auch nach demselben Code die des Bodenabstrichs bestimmt werden. Dieser Abstrich auf weißem Papier bleibt farbecht erhalten und kann noch nach Jahren zu Vergleichen benutzt werden. Dazu kommt dann eine pH-Messung und die Bestimmung des Kalkgehaltes nach den bekannten Feldmethoden. Der Tongehalt kann von einem erfahrenen Bodenkundler annähernd geschätzt werden oder nach der einfachen Feldmethode von KRUEDENER (1930) gemessen werden. Schließlich gibt in manchen Fällen ein Sickerversuch

* Genaueres über das Klimadiagramm in den Werken von H. WALTER, in kurzer Darstellung in „Vegetation und Klimazonen" (1979). Das Klimadiagramm kann durch die sog. Klimatogramme ergänzt werden. Dabei werden Klimadiagramme einzelner Jahre nebeneinandergestellt, um kurzfristige Klimaänderungen zu belegen.

(LÜDI 1948) einen ersten Anhalt über die Wasserbewegungen im Boden: Ein Stahlzylinder von 1 dm² Grundfläche wird in den Boden eingeschlagen und mit 1 l Wasser gefüllt. Die Zeit, die das Wasser zum Versickern braucht, gibt Anhaltspunkte für die Aufnahmebereitschaft, die Durchlässigkeit und Wasserzügigkeit des Bodens.

Diese einfache, im Felde auch auf Expeditionen leicht feststellbare Merkmalskombination hat sich bewährt, kann aber keine eingehende Bodenanalyse ersetzen.

2.2 Tropische Holzpflanzenformationen

2.2.1 Der Wolkenwald (s. Tafel 4 gegenüber Seite 65)

Im Gegensatz zur landläufigen Ansicht: Wolkenwald und Nebelwald sind *nicht* identisch! Im Sprachgebrauch der Lateinamerikaner wird der erstere als „Selva nublada“ vom zweiten als „Selva de Nieblas“ auseinandergehalten, obwohl es vom Beobachter abhängt, ob kondensierter Wasserdampf einmal als Wolke oder dann als Nebel angesprochen wird. Der Nebel über dem Boden umgibt uns, die Wolken nehmen wir aus der Entfernung wahr.

Nahe dem Äquator liegt die Region der Kondensation durch die Aufwinde sehr hoch – meist zwischen 2300 und 3800 m über dem Meere. Die Bewohner dieser Region – und sie ist eine der wohnlichsten in den Tropen – erleben die Lufttrübung als Nebel und den Wald, der von ihr lebt, als Nebelwald. Dagegen ist der Wolkenwald an eine ausnahmsweise sehr tief liegende Kondensationsregion gebunden; an eine Region, die an die makrotherme Klimastufe grenzt, die oft noch von dichten Urwäldern bestanden ist und daher vom Menschen meist aus großer Entfernung ins Auge gefaßt wird. Die Region stellt sich von den vorgelagerten Trockentälern her als fast das ganze Jahr bewölkt dar, der Wald gilt als „Wolkenwald“. Freilich würde der Standpunkt des Beobachters allein nicht genügen, die beiden Waldtypen als Specifica aufzufassen! Erst die Tatsache, daß beide Typen biologisch grundverschieden sind, daß der Nebelwald in allen Tropenzonen häufig auftritt, der Wolkenwald dagegen selten und nur unter ausgefallenen ökologischen Bedingungen, schließlich – allerdings erst als Ergebnis eingehender Bearbeitung – daß der Wolkenwald das globale Optimum der Vegetation unseres Planeten repräsentiert: erst dies alles rechtfertigt die Differenzierung, ja, macht sie sogar notwendig!

Bisher kenne ich nur zwei Beispiele echten Wolkenwaldes: Auf den Kuppen der Cameron Highlands der Halbinsel Malakka in Südasien und auf dem Rücken der nördlichen Küstenkordillere in Südamerika. Beide Wolkenwaldgebiete liegen nahe dem Wärmeäquator (also 5–9° N), beide liegen in Höhen zwischen 800 und 1500 m, beide sind in einem allgemein als heiß zu bezeichnenden Klima durch exzeptionelle Luftströmungsverhältnisse unterkühlt und auch während der lokalen Trockenzeiten durch meßbare und nicht meßbare Niederschläge feucht gehalten; beide sind Wälder, die auf Hanglagen stocken, so daß trotz der ständigen Feuchtigkeit der Boden nicht zuschlämmen kann, also gut belüftet ist. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die speziellen Bedingungen der beiden Wolkenwaldgebiete auch an einigen anderen Orten der Tropen realisiert sind: Da bisher Wolken- und Ne-

belwald nicht grundsätzlich getrennt wurden, ist die Entdeckung und Bearbeitung weiterer Wolkenwaldzonen – es werden jedoch immer nur wenige sein! – eine Aufgabe der Zukunft.

Im folgenden ist als Beispiel und Urtypus eines Wolkenwaldes der von „Rancho Grande“ in Venezuela angeführt (s. Tafel 4).

„Rancho Grande“ ist ein ruinenartiges Gebäude im Zentrum des Naturparkes („Henry Pittier“) der Küstenkordillere. Der umgebende Wolkenwald ist meist als „Wald von Rancho Grande“ bezeichnet worden. Der Park selbst umfaßt rund 1000 km² und ist zu 47% von Urwäldern – meist eben Wolkenwald – bedeckt. Eine Monographie des einmaligen Waldes besteht noch nicht; jedoch existieren Vorarbeiten vielerlei Art, u.a. von Pittier (1939), Beebe (1948), Schäfer (1952), Phelps und Schäfer (1954), Vareschi (1953, 1956, 1968, 1969, 1972, 1975), Medina (1968), Medina und zelwer (1972), Roth und Mérida (1971), Mérida (1964) und (am ausführlichsten und mit weiteren Literaturangaben) Huber (1976).

Die besonderen Bedingungen der Ökologie des Wolkenwaldes von Rancho Grande sind durch den ganzen umgebenden Raum – nicht nur lokal im Walde selbst – gegeben. Abb. 47 zeigt ein in Richtung der Nordost-Passatwinde ausgerichtetes Profil von fast 100 km Länge. Die orographischen und Vegetationsverhältnisse sind eingetragen und die Luftströmungen während des Hauptteils des Jahres angedeutet. Der mit Feuchtigkeit angereicherte Passatwind vom Atlantik her gelangt zur Inselkette der Antillen (Abb. 47/1). So weit die Inseln vegetationsarm oder vegetationslos sind, erwärmen sie sich derart, daß sich über ihnen weithin sichtbare Wolkentürme aufsteigender Feuchtluft bilden, die den Passat zum Großteil nach oben ablenken. Auf seinem weiteren Weg über das Meer trifft er als sogenannter Inselföhn (3), also als heißer Fallwind, auf die Nordküste des Kontinents (4).

Der Inselföhn ist eine Parallelerscheinung zu den alpinen Föhnwinden. Kapitän Geusch hat ihn und die Wolkenbildung in der karibischen See jahrelang beobachtet. Die Fischer dieser Zonen steuern Inseln, die noch unter dem Horizont liegen, an, indem sie sich nach den angeführten Wolkentürmen richten. Föhnlagen und Föhnwolken typischer Art beobachtet man auch im Tal von Caracas. Ihre Bearbeitung steht noch aus!

Beim Aufstieg zur Küstenkordillere bestreicht der Wind die ganze Stufenfolge vom heiß-trockenen Kakteenwald über den Dornwald und mehrere trockenkahle Waldtypen, bis er soweit unterkühlt wird, daß sich die Kondensation vollzieht. Dabei erscheint – vom Tal aus gesehen – über der Bergkette eine typische „Föhnhaube“ (I–G), wie wir sie auch von den Alpen her kennen. Und unter diesen Föhnwolken, zum Teil auch in ihnen, stockt nun der Wolkenwald, einer der üppigsten der Welt. Jetzt kommt es wieder zu einem Fallwind (6), der durch den luftverdünnten Raum, den die aufsteigenden Warmluftmassen des Beckens des Valencia-Sees erzeugen, angesaugt wird, so daß auch in Lee des Passatwindes noch Wolkenwald wächst. Freilich reicht hier der Wolkenwald nicht so weit herab wie in Luv. Jenseits des Valencia-Sees (O, M) bilden sich über der Cordillera del Interior (Q) in großer Höhe neue Kondensationszonen, die in der allgemeinen Windrichtung nach den Llanos zu abstreichen.

Im Gebiet der Cameron Highlands sind die Luftströmungen sehr ähnlich gelagert; nur ist es dort statt des Passatwindes vom Oktober bis März der Nordost-Monsun, von April bis September der Südwest-Monsun, der die Wolkenmassen heranführt und die durch die niederen Hanglagen der Kondensationsregion gegebenen Bedingungen für den lokalen Wolkenwald schafft.

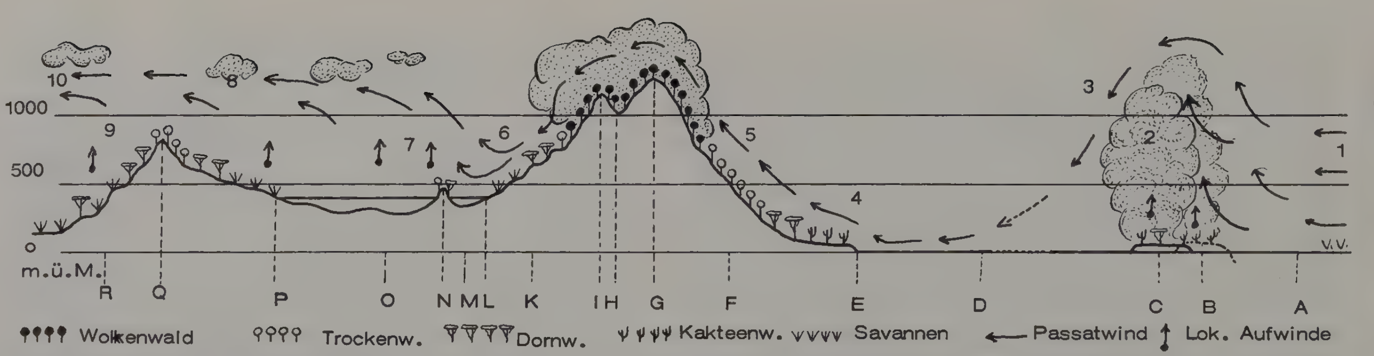


Abb. 47. Profil durch das Wolkenwaldgebiet von Rancho Grande und seiner Umgebung in Richtung SE–NW; 13mal überhöht. A–R Geographische Bezeichnungen; 1–10 Luftströmungen. A. Atlantischer Ozean, B, C. Karibische Inseln (Orchilla und Los Roques), D. Karibisches Küstenmeer (verkürzt), E. Trockene Küstenzone, F. Nordhang der Cordillera, G. Grat bei Rancho Grande, H. Portachuelopaß, I. Periquito-Gipfel, K. Südhang, L. Nordufer des Valencia-Sees, M, O. Valencia-See, N. Insel Chambero, P. Südufer, Q. Cordillera del Interior (Cerro Maria), R. Südhang gegen die Llanos hin. 1. Passatwind aus Nordost, 2. Wolkentürme über den kahlen Antilleninseln, 3. „Inselföhn", 4. Heißer Aufwind, 5. Mit der Höhe abkühlender Aufwind, 5–6. Typische „Föhnhaube", 6. durch den lokalen Aufwind (7) abgelenkte Abwinde, 8. Neuerliche Abkühlung und Wolkenbildung, 9. Lokale Aufwinde, 10. Passatwind nach den Llanos hin.

Die klimatischen Kennzahlen von Rancho Grande lassen einen erstaunlich gleichmäßigen Jahresablauf erkennen. Schon die Insolation variiert nur wenig um den monatlichen Mittelwert von 400 cal · cm^{-2} · d^{-1}. Wenn man an einem wolkenfreien Tag im Freien 114000 Lux (= 100%) mißt, beträgt die Lichtstärke im Waldesinnern nur ± 2000 Lux (1,75%) und während des üblichen Nebeleinbruchs nur 200–500 Lux (0,3%). Werten dieser letzten Größenordnung sind wir bereits als Kompensationslichtstärken für tropische Unterwuchspflanzen begegnet (s. Seite 52). Bei solchen Strahlungsverhältnissen ist zu erwarten, daß auch die täglichen Temperaturschwankungen, die in den Tropen sonst oft 20 °C übersteigen, gering bleiben. Sie betragen im Freien zur Trockenzeit etwa 12°, zur Regenzeit etwa 16°. Im Waldesinnern sinken sie auf ± 3° und an Nebeltagen sogar auf nur 1,5°. Diesem „Thermostatenklima" geben nur die Schwankungen der Niederschläge etwas Profil: Das Jahresmittel von 1842 mm summiert sich aus den Werten der Regenzeitmonate (V–XI) von + 200 mm und denen der Trockenzeit (XII–IV) von ± 70 mm. Wie das Klimadiagramm (Abb. 48) zeigt, verläuft die Niederschlagskurve bis auf den trockensten Monat (Februar) über der Temperaturkurve. Dabei ist noch zu beachten, daß die nicht meßbaren Niederschläge gerade während der wenigen trockenen Wochen häufig und naturgemäß biologisch besonders wirksam sind. Nebel und Tau verringern die Transpirationsverluste aller Pflanzen, so daß der Wasserhaushalt dauernd gesichert bleibt. Dabei wird die Funktion der Leitungsbahnen durch Guttation in Gang gehalten: An Tagen mit 95% Feuchtigkeit und darüber fällt auch bei Schönwetter ein feiner Guttationsregen aus den Laubkronen auf den Waldgrund.

Das hier geschilderte Klima ist wahrscheinlich eines der optimalsten der Erde für Pflanzen. Allerdings ist in den letzten Jahrzehnten die Anzahl der Trockentage periodenweise erhöht aufgetreten. Das Klimatogramm der Jahre 1970–1975 (Abb. 49) zeigt eine bedrohliche Klimaverschlechterung, die augenblicklich (1978) noch immer anhält. Auch in der Physiognomie des Waldes zeichnet sie sich ab: Die um 1955 noch überall wuchernden Hängemoose – besonders empfindliche Klimazeiger, darunter die *Meteoriaceae* – sind gegenwärtig an

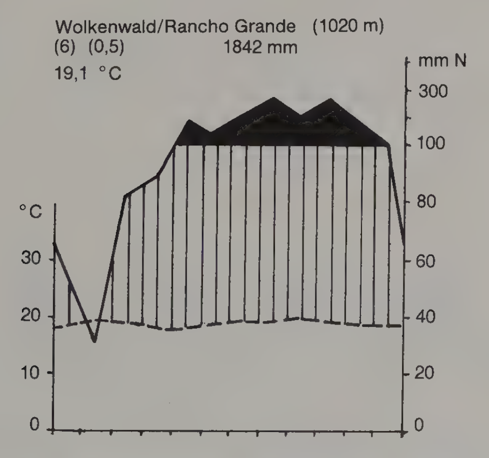


Abb. 48. Klimadiagramm eines typischen Wolkenwaldes, Rancho Grande, Venezuela (67jähriges Mittel).

vielen Standorten bis zur Unsichtbarkeit verkümmert. Eine ähnliche Periode verschärfter Trockenzeit gab es schon einmal, nämlich 1957–59 (vgl. HUBER 1976). Ob an solcher Bedrohung eines der üppigsten Wälder der Erde menschliche Einwirkungen (wachsende Industrialisierung im Süden, Ausdehnung der Kulturen im Norden, gelegentliche Brände in den Randgebieten), schuld sind, oder globale Klimaschwankungen, wird sich in den nächsten Jahren herausstellen.

Zur Sonderstellung des Wolkenwaldes hinsichtlich seines Klimas kommt auch die seines Bodentyps.

Die Bedingungen, unter denen sich die Bodenbildung abspielte und abspielt, sind anscheinend leicht zu übersehen: Die physikalische Verwitterung, die ja vor allem auf starke Temperaturgegensätze und bewegtes Wasser zurückgeht, spielt nur eine ganz geringe Rolle. Dagegen war und ist noch heute die chemische Verwitterung ausschlaggebend. Da der Boden das ganze Jahr über wassergesättigt ist und die gleichbleibende Wärme für eine starke Ionisierung des Wassers sorgt, ist vor allem mit starken hydrolytischen Wirkungen zu rechnen. Trotz reichlicher Niederschläge bewirken die fast überall geneigten Hänge (15–30°), daß keine Staunässe aufkommt und der Boden dauernd von oben nach unten und in Hangrichtung dräniert wird. Unter diesen Umständen entstand ein sehr verschieden mächtiges Verwitterungsprofil über den vor allem silikatischen Grundgesteinen (Augengneis, metamorphisierter Gneis und Granit).

Der Aufbau eines solchen Profils, das zu dem im Folgenden geschilderten Waldbestand gehört, zeigt – nach O. HUBER (1976) und eigenen Beobachtungen – keine Spur der für tropische Lagen so typischen Lateritisierung. Unter der 2–6 cm mächtigen Fallaub- und Spreuschichte, in der inselartig rohhumusreiche Stellen verwitternder Farn- und Holzreste auftreten, folgt ein dunkler Oberboden (Strich: umbrabraun, Munsell 7,5 YR 3/2), dessen dunkelste Abschattung an der Oberfläche liegt, während er nach unten zu schon in 5–15 cm Tiefe in den sandiglehmigen Unterboden (Strich braungrau bis grau-ockerfarben: Munsell: 7,5 YR 5/2) übergeht, der dann gegen die Tiefe zu sich ± gleich bleibt. Eine Mullschicht mit reifem, gekrümelten Humusboden fehlt. Der Abfall an Laub, Ästen usw. wird also nicht in Dauerhumus übergeführt. Die bei der Zersetzung auftretenden Substanzen bleiben als hochdisperses, saures Material beweglich, und die dabei auftretenden, freien Nährstoffionen gelangen – unmittelbar der Bodenwasserbewegung folgend – nach unten und stoßen bei 3–20 cm Tiefe auf einen derart dichten Wurzelfilz, daß die meisten Ionen sich nur kurzfristig an Tonpartikel anlagern und –

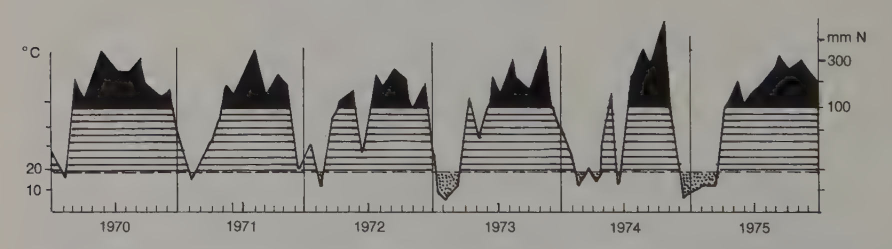


Abb. 49. Klimatogramm vom Wolkenwald von Rancho Grande 1970–1975 (vereinfacht nach HUBER 1976). Die trockene Periode hat sich bis 1978 weiterhin verlängert.

durch H^+-Ionen ersetzt – wieder in den biologischen Kreislauf der Waldpflanzen eintreten. Unter 30 cm Tiefe gibt es nur mehr wenige Wurzeln, so daß Nährstoffionen, die bis dahin gelangen, unbehindert durch die sorptionsschwachen Horizonte des Unterbodens absinken, ins Grund- und Hangwasser geraten und damit dem Ökosystem verlorengehen. Nirgends ist auch nur eine Andeutung von Podsolierung zu sehen. Mit diesen schon äußerlich sichtbaren Eigenheiten des Profils stehen die vielerorts gemessenen pH-Werte in Zusammenhang: Während an der Bodenoberfläche die pH-Werte mosaikartig zwischen 3,5 und 5,7 wechseln (wahrscheinlich wegen der auf die Kolloidarmut zurückzuführenden geringen Pufferkraft), hat der Unterboden eher gleichmäßige pH-Werte zwischen 5,5 und 5,8. Ein deutliches Umkippen in den alkalischen Bereich, das auch in den Tropen unter Umständen zu einer Anreicherung von Humussäuren und Sezquioxyden führen kann, tritt also nicht ein: Das Profil bleibt in Farbe und Konsistenz homogen bis zum C-Horizont.

Analysen des umbrabraunen Oberbodens (durchgeführt vom Laboratorium CENAIAP, der UCV. Maracay, Venezuela) ergaben nur geringe Phosphor- (± 8 ppm) und Kalkwerte (± 9 ppm). Dagegen waren die Nitratmengen (± 24 ppm) für die Pflanzendecke ausreichend und der Humusgehalt (± 6%) – dank dem dicht unter der Oberfläche sehr regen Bodenleben – jedenfalls im Bereich der dunkelumbrabraunen Zone relativ hoch. Da das Optimum der Bakterientätigkeit in tropischen Waldböden bei 35 °C, das der Pilze bei 23 °C liegt (Finck 1963), ist zu erwarten, daß die Bodenbildung vor allem auf der Lebensfähigkeit der Pilze basiert. Übrigens ist schon ad oculos ein dichtes Gespinst den Boden durchziehender Hyphen festzustellen. Im tieferen Unterboden dagegen herrschen – bei der ständigen Durchnässung – nahezu anaerobe Bedingungen und die Austauschkapazität, die im Oberboden (nach Iljin 1954) etwa 200 m val/100 g beträgt, erreicht in der Tiefe kaum 10 m val/100 g.

Auf welche Bodenklasse weist nun dieser Profiltyp hin?

Nach Finck (1963) gibt es kein allgemein anerkanntes Typensystem der Tropenböden, sondern nur eine Vielzahl beschriebener Einzeltypen (allein in Afrika über 1000!). Es ist zwar leicht feststellbar, was dieser Boden *nicht* ist: Er ist kein lateritischer und kein podsoliger Typ. Er paßt aber auch in kein mir zugängliches Spektrum tropischer Böden. So bleibt nichts übrig, als eine vorläufige Benennung zu wählen, die auf der Bodenfarbe und dem dominierenden Bestandteil beruht und sich zudem an die Bodennamen „Braunlehm“ und „Schwarzlehm“ (unter anderem von Klinge 1959, 1962 gebraucht) anlehnt. Der vorgeschlagene Name ist „Umbralehm“. Um wenigstens andeutungsweise die Ortung dieses Umbralehms im Schema der zonalen Böden der Erde durchzuführen, gibt Abb. 50 das Diagramm der geographischen Hauptbodengruppen nach Kellogg (1953) wieder und setzt nach den Klimakoordinaten die graphische Lage des Umbralehms fest. Der Ort liegt in dem bei Kellogg freien Raum zwischen den Schwarzerdeböden (von denen Klinge [1961] in Salvador verwandte Typen feststellte) und den tropischen Podsolen (von Klinge [l. c.] im Amazonas beschrieben) und schließlich auch in der Nähe der in Venezuela weitverbreiteten lateritischen Typen, entspricht also auch geographisch der Sonderstellung des Wolkenwaldes.

Solange der Wolkenwald ungestört bleibt, stellt er – abgesehen von der weiter unten erörterten Mosaikbildung – ein sehr stabiles Ökosystem dar. Die jährliche Abtragung wird durch Spreuabfall und Staubzuzug aus der Luft reichlich aufge-

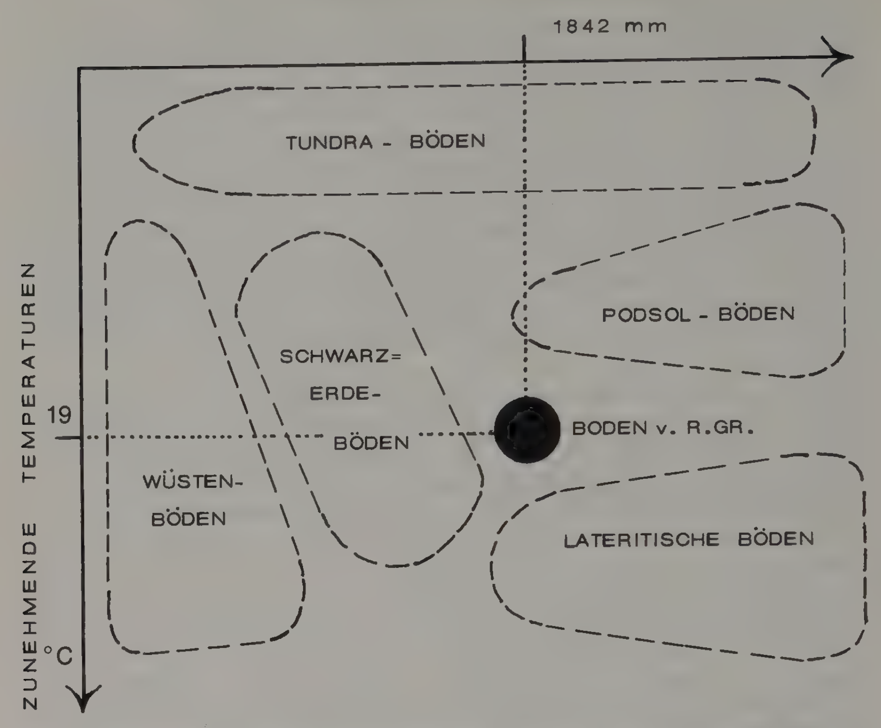


Abb. 50. Diagramm der geographisch-klimatischen Beziehung zwischen den fünf Hauptgruppen der zonalen Böden (nach KELLOGG 1953). Dazu die Ortung und die Koordinaten des Bodens des Wolkenwaldes von Rancho Grande.

hoben. Nach BENNET (1947) und anderen Autoren würde bei Vernichtung des Waldes die Erosion solcher Lehmböden allerdings um das 600fache ansteigen.

Die Durchführung einer Strukturanalyse von Tropenwäldern ist um so schwieriger, je näher der darzustellende Bestand dem ökologischen Optimum kommt. Aber auch in den kompliziertesten Waldtypen sollten sich die statistischen Angaben auf einen möglichst repräsentativen Ausschnitt beziehen. Die Flächengröße, die dafür am besten geeignet ist, wird durch die Art-Areal-Kurve (s. S. 98) dort festgelegt, wo ihr anfangs steiler, später geneigter Verlauf schließlich horizontal wird.

Die bisher erfaßte Gesamtartenzahl der Kormophyten des Wolkenwaldes von Rancho Grande beträgt nach den Untersuchungen von PITTIER, TSCHUDI, VARESCHI und HUBER, sowie nach den im Herbario Nacional in Caracas liegenden Belegexemplaren:

903 Arten aus 387 Gattungen und 121 Familien.

Mit Sicherheit liegt die wahre Artenzahl mindestens ± 20% höher, weil große Teile des Waldes nicht erforscht sind und viele Arten noch unbeschrieben blieben.

Die hohe Artenzahl bedingt unter anderem auch einen entsprechend hohen Mischungsgrad der beteiligten Holzarten. Auf dem – vorläufig noch hypothetischen – Minimiareal von 1,5 ha wurden 750 Stämme über 10 cm Durchmesser gezählt, die 190 Arten angehören. Der Mischungsgrad ist also 25,3%. Berücksichtigt man nur die von HUBER (l. c.) bearbeiteten Probeflächen, so kommt man auf eine Stammzahl von 121 Bäumen und 45 Arten, was einem Mischungsgrad von 37,2% entspricht. Mischungsgrade dieser Größenordnung sind selbst in den Tropen selten anzutreffen; sie dürfen als ein Beleg gelten, daß der Wolkenwald tatsächlich zu den optimalsten Pflanzengesellschaften der Erde zählt.

Hochrechnungen, die auf einer Übersicht aller erreichbaren Aufnahmen aus dem Wolkenwald von Rancho Grande beruhen, ergeben als wahrscheinliche Artenzahl rund 1100 Arten. Dabei ist erstaunlich, daß auf einer genau untersuchten Probefläche (allerdings nur etwa ¹⁄₁₅ der vermuteten Minimiarealgröße) nur 176 Arten pro 1000 m^2 festgestellt werden konnten. Diese geringe Anzahl ist dadurch erklärlich, daß viele der Pflanzenindividuen in enormen Größen vorkommen, so daß auch daraus folgt, daß die tausend Quadratmeterfläche nicht repräsentativ war. Bei dieser Probeflächengröße ist erst der steilansteigende Anfang der Art-Areal-Kurve erreicht (Abb. 51, ausgezogene Kurve). Wenn wir nur die Baumarten der Durchmesserklassen über 10 cm berücksichtigen, steigt die Art-Areal-Kurve zwar langsamer an (Abb. 51, gestrichelte Kurve), aber auch sie erreicht bei einem Flächenraum von 7500 m^2 noch immer nicht ihren waagrechten Abschnitt. Wahrscheinlich liegt das Minimiareal dieses Waldes in der Größenordnung von 15000 m^2.

Soll man sich hier als Notbehelf mit Probeflächen, die kleiner sind als das Minimiareal, begnügen? Die Praxis zeigt, daß man auf diese Weise zu irreführenden Vorstellungen gelangen würde, da auch der unberührte Urwald niemals so ausge-

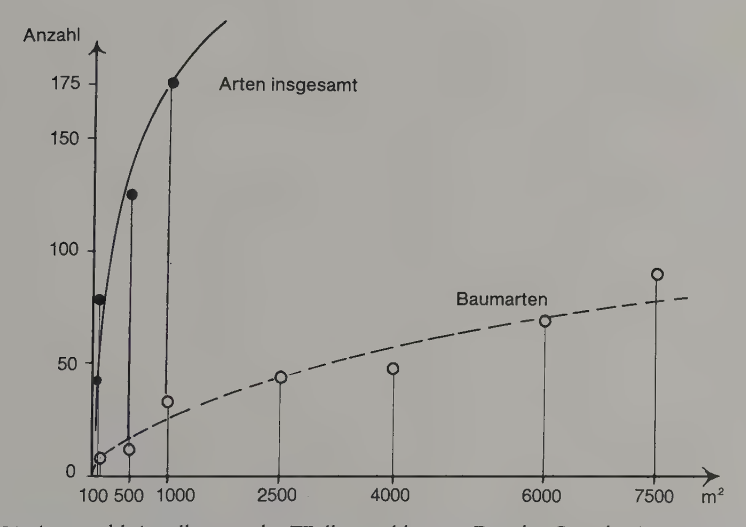


Abb. 51. Artenzahl-Arealkurven des Wolkenwaldes von Rancho Grande. Ausgezogene Linie = Arten insgesamt; gestrichelt = Artenzahl nur der Bäume mit über 10 cm Stammdurchmesser (z. T. nach HUBER 1976).

glichen ist, wie man vielleicht erwarten könnte. Die Entwicklung der verschiedenen Altersklassen der Bäume und der verschiedenen Lebensformen des Bestandes, der Ersatz gefallener oder als Rohnen vermodernder Bäume und die Regeneration durch den Jungwuchs erfolgt unregelmäßig. Räumlich kommt es immer wieder zu Herden- und Horstbildungen in den verschiedenen Vegetationsschichten, zeitlich zu schubweiser Dominanz verschiedener Arten und Lebensformen. So z.B. fällt gerade in Rancho Grande eine intensiv wechselnde Dynamik auf: Zeiten- und stellenweise wuchert der Unterwuchs derart, daß lichtere Baumschichten die Folge sind, daneben gibt es Stellen mit so dichtem Kronenschluß, daß der Unterwuchs benachteiligt bleibt. Da sich solche mosaikstein-artigen Flecken innerhalb des Waldes immer wieder gesetzmäßig ablösen, handelt es sich dabei nicht etwa um verschiedene Waldtypen, sondern um räumlich alternierende, zeitlich oszillierende *Phasen* eines und desselben Waldtyps. Diese tropischen Waldphasen sind zuerst von ABREVILLE (1938) aus dem Regenwald von Kamerun beschrieben und in seiner „Mosaiktheorie“ richtig gedeutet worden. Es lösen dabei Aufbau-, Abbau- und Optimalphasen einander fleckenweise ab. Daraus folgt, daß Probeflächen, die kleiner sind als das Minimiareal, nur willkürliche Ausschnitte, nämlich einzelne Waldphasen erfassen würden.

Dieser Gefahr der zu kleinen flächenmäßigen Stichprobe entgeht man am ehesten, wenn man das physiognomische Waldbild durch einen möglichst anschaulichen *Bisekt* wiedergibt (Abb. 52). Unter „möglichst anschaulich“ verstehe ich eine naturnahe Darstellungsart, in der sich der zwar subjektive, dafür aber lebendige Eindruck des Waldaufbaues aus vielerlei Lebensformen ablesen läßt. Die üblichen schematischen Kronenumrisse (vgl. Abb. 67) kann nur der richtig interpretieren, der den betreffenden Waldtyp bereits kennt. So ein Bisekt muß bei komplizierten Waldaufrissen mindestens 50 m lang sein und kann der Breite nach nicht genau definiert werden, weil der optische Eindruck anders nicht wiederzugeben ist. Handelt es sich um *Profile* bestimmter Breite, so sind freilich die schematischen Zeichen mit ihrer Möglichkeit der Überschneidung der vielen Baumbilder die einzig mögliche Art der Darstellung (Abb. 67). Die Vor- und Nachteile von Profil und Bisekt müssen je nach der Problemstellung gegeneinander abgewogen wer-

Tafel 5

Oben: Stelzwurzeln der Palme *Dictyocarium fuscum*: an der jungen Wurzel die warzigen Lentizellen, die später zu Wurzeldornen auswachsen. Unterwuchs: *Calathea lutea*, Rubiaceen, Zingiberaceen, Palmen und Farne.
Unten: Uferwald des Rio Atabapo (Territorio Amazonas) 110 m. Durch die monatelange Überschwemmung sinkt der Sauerstoffgehalt im Wurzelhorizont der Bäume so weit ab, daß es zu einer Verfärbung des Laubes in den Kronen kommt – in Extremfällen auch zum Laubfall bei sonst immergrünen Bäumen. Dieser sogenannte Sauerstoffherbst fällt in Venezuela in den November und Dezember, also in die Endperiode der Regenzeit (Foto Hilda Lang).



den. Da unsere Tropenökologie vorwiegend physiognomisch orientiert ist, werden wir uns hauptsächlich des Bisekts bedienen, wenn es um Strukturvergleiche geht.

Abb. 52 stellt so einen Bisekt aus dem Wolkenwald von Rancho Grande, etwas unterhalb des Portachuelo-Passes bei 950 m ü. M., dar. Die im Text zur Figur genannten Gattungs- und Artnamen allein würden dem, der den Wald nicht selbst bearbeitet hat und nicht jede der Pflanzen in ihren verschiedenen Wuchsformen und Altersstufen kennt, kaum helfen, sich ein ökologisch aufschlußreiches Bild zu machen. Man kann also bei der Einsicht in die Stichprobe auf diese Namen verzichten und jedenfalls von einer floristischen Perfektion absehen, solange einzelne Arten unbestimmt bleiben müssen, und kann trotzdem zu brauchbaren Vorstellungen gelangen.

Der Bisekt zeigt, daß außer dem Unterwuchs, in dem Hochkräuter und Hochstauden dominieren, nur noch eine einzige deutliche Schicht, nämlich die der verschieden hohen Bäume, zu unterscheiden ist. An anderen Stellen desselben Waldes könnte man indessen 2–3 Baumschichten trennen, je nach der Waldphase (s. oben), die man untersucht (Abb. 53). Unter dem Vorbehalt, daß unser Bisekt nicht mehr als eine vorläufige und unvollständige Stichprobe sein kann, lassen sich aus ihm folgende Tatsachen und Schlüsse ablesen bzw. zusätzlich interpretieren:

1. Die Silhouette – der Umriß des Waldes nach oben hin – ist durch die verschieden hohen Baumkronen unregelmäßig.
2. Die meisten Arten kommen in dem 70 m langen Bisekt nur einmal vor; nur die Palmen wiederholen sich öfter.
3. Obwohl der Lebensraum voll ausgenutzt erscheint, ist die Vegetation so locker strukturiert, daß reichlich Licht – wenigstens flecken- und zeitweise – bis zum Unterwuchs kommt.
4. Manche Bäume zeigen Stütz-, Brett- (Abb. 54) oder Bogenwurzeln (Abb. 52/8, 9, 26, 28). Da es sich dabei um mit Lentizellen übersäte Organe handelt, darf man annehmen, daß durch sie der Gashaushalt erleichtert wird; da damit auch der Wurzelhorizont flächenmäßig erweitert wird, erleichtern sie die Absorption der Nährionen (vgl. Seite 67).
5. Die Lianen spielen, wenn man sie nur in Bodennähe beobachtet, keine so große Rolle; entwickeln jedoch im Inneren der hohen Baumkronen immer wieder mächtige Laubmassen (Fig. 52, dunkle Signatur). Die Bestimmung war nur in einigen Fällen möglich. Am Grunde der älteren Bäume fallen den Stamm einhüllende Lianen auf, die jedoch selten bis in den Kronenraum wachsen: z. B. *Olfersia, Bolbitis, Cyclanthera bipartitus* und einige *Araceae.*

Tafel 6

Interior eines trockenkahlen Waldes während der Trockenzeit: Bäume, Sträucher und Lianen ohne grüne Organe, dem Boden fehlt die Moosschicht.


m
30
20
10
0
20
40
60
V.V.

Abb. 52. Halbschematischer Bisekt des Wolkenwaldes von Rancho Grande in der Nähe des Portachuelo-Passes, 950 m ü. M., nordexponiert. Wichtige floristische Einheiten: 1. *Ecclinusa* spec. (Sapotaceae); 2. *Ocotea* spec. (Lauraceae); 3. *Ficus toduzii* vel aff. (Moraceae); 4. *Cinchona henleana* (Rubiaceae); 5. abgestorbener Baum, indet. sog. Rohne; 6. *Anthurium* spec. Temporalliane! (Araceae); 7. *Marcgravia* spec.; 8. *Euterpe edulis* (Palmae); 9. *Iriartea fusca* (= Dictyocarium f.) (Palmae) mit Stützwurzeln; 10. nicht identifizierter Baum; 11. *Zingiberaceae* gen. (Hochkraut, mehrmals im Bisekt auftretend, *Banara* spec. (Flacourtiaceae) als Strauch; 12. *Heliconia bihai*, darüber die Krone eines *Besleria*-Bäumchens (Gesneraceae); 13. *Bactris setulosa* (die häufigste Palme); 14. *Hypospathe pittieri* (Palmae), darunter *Cybianthus venezuelanus* (Myrsinaceae); 15. Lianen, darunter *Bauhinia* spec. (Caesalpiniaceae) und Araceae sowie nicht identifizierte Lianen; 16. *Tovomita* spec. (Gutiferae); 17. *Cyathea* spec. (Baumfarn); 18. *Asplundia goebelii* (Cyclanthaceae), rechts davon: *Renealmia nicolaioides* (Zingiberaceae); 19. = 12; 20. *Cyclanthus bipartitus* (Cyclanthaceae), Liane, darunter auf den Brettwurzeln *Anthurium bredemeyeri* (Araceae); 21. *Hemitelia karsteniana* (Baumfarn); 22. *Torrubia pacureo* (Nyctinagaceae), darunter = 18; rechts: Liane *Amphilophium paniculatum* (Bignoniaceae); 23. links: *Trophis racemosa* (Moraceae); *Maranta* spec.; Zingiberaceae gen., darunter *Tectaria plantaginea*, Hochkraut-Farn; 24. *Graffenrieda latifolia* (Melastomataceae), darüber eine nicht identifizierte Liane; 25 = 4. (Jungwuchs); 26. nicht identifizierter Baum; 27. darunter: *Palicourea* spec. (Rubiaceae) und *Cyclanthus bipartitus* (= 20); 28. rechts nicht identifizierter Baum, darunter *Passiflora* spec. (Liane); 29. *Bauhinia* spec. (Caesalpiniaceae) mit Bromeliaceae und dem grasartigen Farn *Vittaria filifolia*; 30. *Polypodium crassifolium* (humussammelnder Farn); 31. *Trophis racemosa* (Moraceae), darunter *Maranta* spec. (Marantaceae); 32. *Tillandsia usneoides* (Bromeliaceae).

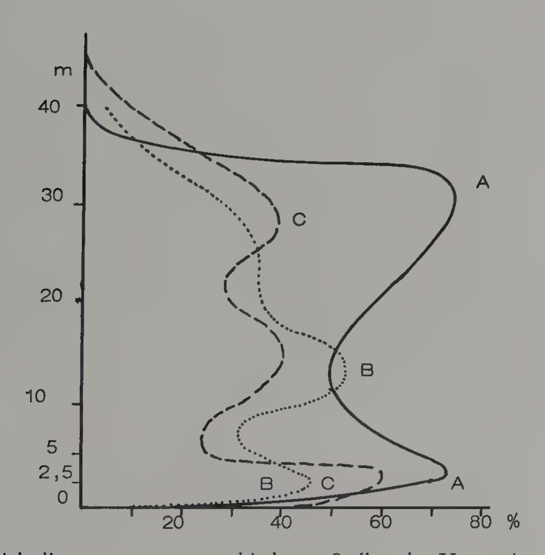


Abb. 53. Drei Schichtdiagramme von verschiedenen Stellen des Vegetationsmosaiks (Wolkenwald von Rancho Grande). A. Kurvenverlauf, der sich nach dem Profil ergibt: eine einzige Hauptbaumschicht über der Unterwuchsschicht; B. Zwei Baumschichten, von denen die untere dominiert (aufgen. von HUBER 1976); C. Zwei gleichwertig deckende Baumschichten.



Abb. 54. Brettwurzeln der *Gyranthera caribensis*, einer endemischen Bombacacee des venezolanischen Wolkenwaldes.

6. Die Masse der Epiphyten ist viel größer, als sie durch die vereinfachte Signatur des Bisekts erscheint. Auch bedeutet diese Signatur von unten nach oben eine immer wieder wechselnde Vegetation: Am Waldgrund: Vor allem Moose und Hautfarne, daneben als Epiphyllen Pilze, Flechten, Lebermoose und Laubmoose; bei etwa 10–20 m fallen die vielen Farne, Bromelien und Orchideen auf; diese drei Ephiphytensippen nehmen oberhalb 20 m, also vor allem in der Höhe der Hauptverästelung der Baumkronen, derart zu, daß die Trägerpflanzen hier dicke, muffartige Hüllen um jeden Ast tragen, in denen nun auch weitere Blütenpflanzen – *Ericaceae, Gesneriaceae, Araceae* – in Massen wuchern. Dieser optimale Epiphytenhorizont konnte im Bisekt – um die Übersicht zu wahren – nur spärlich angedeutet werden. In den höchsten Baumkronen klingt diese Hauptepiphytenschicht rasch ab – vor allem dadurch, daß dieselben Arten in immer geringerer Vitalität wachsen oder verwandte Arten von kleinerem Wuchs sie ersetzen. Hierzu gehören kleine Tillandsien, Orchideen (*Stelis*- und *Lepanthus*-Arten) und *Piperaceae* (vor allem *Peperomia*-Arten). Auch der oberste Teil der Baumkronen – dort, wo die dünnsten Äste der Sonne und dem Wind ausgesetzt und noch keine Humus- und Detritusmassen angesammelt sind – ist reichlich mit Epiphyten besetzt: Jetzt sind es vor allem Flechten und Algen (*Usnea, Ramalina, Teloschistes* etc. – *Cyanophyceae*), die hier siedeln. Nur zwei kleine Tillandsienarten dringen in diese oberste Epiphytenzone vor.
7. Ein weiterer im Bisekt nicht aufscheinender Bestandteil des Wolkenwaldes ist der an epiphyllen Pflanzen. Epiphylle – also Pflanzen, die auf Blättern wachsen – gibt es auch in gemäßigten Zonen, freilich nur in kümmerlich kurzlebigen

Formen niederster Sippen. Im Wolkenwald wachsen die Epiphyllen in erstaunlicher Üppigkeit: Pilze, Algen, Flechten, Lebermoose und Laubmoose, Hautfarne, gelegentlich auch Angiospermen (besonders winzige *Bromelia-*, *Peperomia-* und *Orchidaceae-*Arten) bilden auf alten Blättern kleinräumige aber in sich ausgewogene Pflanzengemeinschaften, die ihre vollständige Zusammensetzung allerdings erst durch die Lupe und das Feldmikroskop zeigen.

Tropische Blätter können viel älter werden als die extratropischen. Sie sind oft reich strukturiert, so daß sich Staub und Feuchtigkeit an ihrer Oberfläche ansammeln. Die wasserdampfgesättigte Luft erleichert den Wasserhaushalt der Epiphyllen, die zudem meist wasserspeichernde Organe, wie Schuppen, Haarfilze, Kelch- und Glockenblätter entwickelt haben. Das typisch epiphylle Laubmoos *Ephemeropsis tjibodensis* entwickelt vor allem weitausgebreitete Vorkeimnetze, welche die Ernährung des nur aus einer Andeutung von Stamm entspringenden Sporophyten sichern. Einige Lebermoose halten in ihren Hohlblättern winzige Tiere fest und erleichtern sich so den Stickstoffhaushalt auf ihrem exponierten Standort. Unter den Laubmoosen haben sich viele Arten der Familie Meteoriaceen an die epiphytische Lebensweise angepaßt: Es gibt Zweige, von



Abb. 55. Unterwuchs des Wolkenwaldes von Rancho Grande, Jungwuchs verschiedener Waldbäume und der Kolbenpalme *Cyclanthus bipartitus* (Cyclanthaceae). Eine integre Kraut- oder Moosschicht fehlt!



Abb. 56. Kurz nach dem Samenanfall der *Gyranthera caribensis* nehmen die (z.T. noch einfachen) Blätter ihrer Sämlinge große Flächen ein; nach wenigen Monaten sind fast alle der Konkurrenz der übrigen Unterwuchspflanzen zum Opfer gefallen.

denen sie in bis halbmeterlangen Fransen herabhängen. Unter den Epiphyten finden sich Arten, die durch altertümliche Merkmale an „missing links" erinnern, die uns als Fossile nicht erhalten wurden.

Didymoglossum membranaceum von Rancho Grande läßt durch kreisförmige Wedel, einfache bifurcate Nervatur und randständige Scheibenschuppen ahnen, wie etwa die Vorfahren der großen Masse der rezenten und sonst meist reich verzweigten Hymenophyllaceen einmal gestaltet gewesen sein könnten.

8. Zu dem im Bisekt als Unterwuchs angedeuteten 12 Arten (Abb. 55) kommen – mindestens ebenso häufig, aber an anderen Stellen – noch hinzu: *Dieffenbachia maculata, Xanthosoma sagittifolia (Araceae), Aphelandra micans (Acanthaceae),* Zwergpalmen (Arten der Gattungen *Geonema* und *Chamaedorea*) und *Calathea-* und *Stromanthe-*Arten.

   Der Unterwuchs ist nicht immer so stark gemischt, wie im Bereich des Bisekts. Oft dominiert die eine oder andere Art fleckenweise derartig, daß fast homogene Unterwuchsdickichte entstehen. Auch können während der Samenjahre einiger Waldbäume Keimlinge und Jungpflanzen in Massen auftreten (Abb. 56). Ihr Erscheinen ist jedoch zeitlich begrenzt: Oft sind alle nach wenigen Monaten durch den scharfen Wettbewerb der autochtonen Unterwuchspflanzen wieder eliminiert.

9. Innerhalb des Optimalwaldes ergibt sich durch die unregelmäßige Lichtverteilung, den Wechsel der Wassertraufen aus den Kronen oder (und) relativ trokkenere Stellen, vor allem aber durch die von Ort zu Ort verschieden starke Konkurrenz über und unter dem Boden eine reiche Abschattung der Standortsqualitäten, dem eine ebenso reiche Mannigfaltigkeit der Lebensformen antwortet.

Die Waldstruktur, die Lebensformen, die sie durchwirken, und die Pflanzensippen, die ihre genetische „Mitgift" beitragen, ergeben jene enorme Diversität, die das Kennzeichen optimumnaher Vegetation ausmacht. Der bündigste Ausdruck dieser Diversität ist – wie wir ad hoc bestimmten – das Blatt. Die Abb. 57–59 geben die Blattformen von 94 Pflanzenfamilien des Wolkenwaldes wieder.

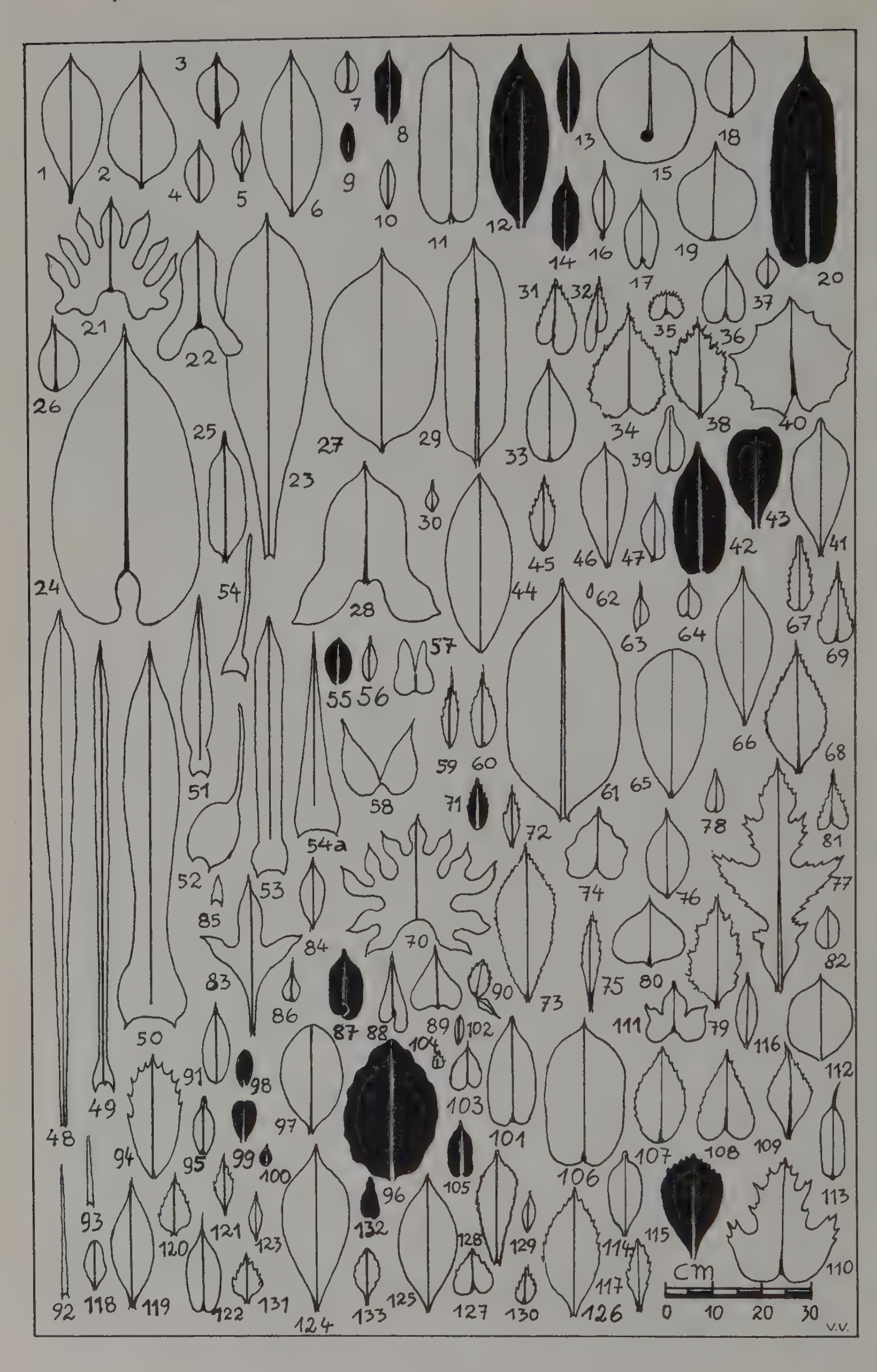
Wenn in einer Familie derselbe Blattyp, der bereits gezeichnet wurde, bei mehreren weiteren Arten wiederkehrt, so wurde die Anzahl dieser Arten im Text zur Abbildung in Klammern vermerkt. So zeigen z. B. die Nummer 11–14 die wesentlichsten Blattypen der *Annonaceae,* nämlich die der *Annona montana, Unonopsis macrocarpa* und *Parcelia venezuelensis*; die 6 nicht gezeichneten Blätter von *Annona acuminata, Annona glabra, Guatteria saffordiana, Anaxagorea acuminata, Cymbopetalum brasiliense* und *Rollinia spec.* gleichen alle dem Blattyp von *Annona montana* (Nr. 12), so daß auf ihre Darstellung verzichtet werden konnte.

Die Abbildungen zeigen 311 Blattformen der bisher bekannten und häufigeren Arten. Untersucht wurden im ganzen 903 Blätter. Die Ergebnisse der Blattanalyse sind in Tab. 2 zusammengestellt.

Die folgenden Anmerkungen zu den gewählten Blattkategorien gelten mutatis mutandis auch für alle im weiteren behandelten Vegetationstypen:

Blattgrößenklassen: Alle fünf Größenklassen kommen vor. Überraschenderweise sind auch in diesem extremen Waldtyp die Mesophyllen mit 60% dominierend. Die Möglichkeit, vom bewährten Modell abzuweichen, die der optimale Standort offen läßt, wird also von vielen Pflanzensippen ungenutzt gelassen. Dabei drängt sich der Wolkenwald dem Auge gerade durch seine rund 28% großen und noch mehr durch seine 2% übergroßen Blätter als etwas Besonderes auf. Der Vorteil exakter Blattanalysen ist unter anderem auch der, daß man subjektiven Eindrücken, so unentbehrlich sie auch sein mögen, nicht verfällt. Auch spielt die Anzahl der untersuchten Blätter eine um so größere Rolle, je größer ihr Gestaltreichtum ist. Die Prozentzahlen unserer Analyse („a" der Tab. 2) beruhen auf der Untersuchung von 903 Blättern, während die in Rubrik „b" derselben Tabelle angeführten Werte aus einer Analyse von 80 Blättern – durchgeführt von ROTH und MÉRIDA (1972) aus demselben Waldbestand resultieren. Die Werte decken sich zwar weitgehend, nur ist der Prozentsatz der in der Analyse „b" so auffallenden Megaphyllen etwas zu hoch, der der kleinblättrigen Formen eher zu gering, vermutlich wegen des geringen Anteils an Epiphytenblättern.

Durch die Tatsache, daß auch hier die mesophylle Größe (60%), das Normalblatt (44%) und das Vollflächenblatt (30%) gegenüber den ausgefallenen Formentypen dominieren, würde sich der Wolkenwald nicht von den übrigen Waldtypen der Tropen grundsätzlich abheben. Was ihn jedoch als Optimalwald deutlich kennzeichnet, ist die Anzahl der selteneren Größen- und Formenkategorien, obwohl jede einzelne von ihnen mengenmäßig nicht zur Vorherrschaft gelangt. Nur die Nadelblätter fehlen – offensichtlich vor allem als spezialisierte Formen xerophytischer Standorte. Die drei bisher festgestellten Sukkulenten gehören innerhalb des Waldes zur oberen Epiphytenschicht: Es sind dies *Rhipsalis* spec. (Kategorie 7), *Epiphyllum hookeri* und ein *Oncidium* mit stielrunden, fingerdicken Blättern (*Oncidium cebolleta* vel aff., – Kategorie 18). Ihre Assimilationsorgane wurden in die Blattzeichnungen der Fig. 57–59 nicht aufgenommen. Die sechs in


1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20
21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40
41 42 43 44 45 46 47 48 49 50 51 52 53 54 54a 55 56 57 58 59 60
61 62 63 64 65 66 67 68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78 79 80
81 82 83 84 85 86 87 88 89 90 91 92 93 94 95 96 97 98 99 100
101 102 103 104 105 106 107 108 109 110 111 112 113 114 115 116 117 118 119 120
121 122 123 124 125 126 127 128 129 130 131 132 133
cm
0 10 20 30
V.V.

Tab. 2. Blattkategorien von 903 Arten des Wolkenwaldes von Rancho Grande

Nr.	Kategorien	a)	%	b)
	Größen:			
1	megaphyll	2		5
2	makrophyll	28		32
3	mesophyll	60		58
4	mikrophyll	7		3
5	nanophyll	1		1
6	leptophyll	1		1
7	aphyll	+		0
8	Rand gez. od. gek.		18	
9	Träufelspitze d)		5	
	Formen:			
10	Normalblatt		44	
11	Regenwaldblatt		6	
12	Langblatt		6	
13	Grasblatt (graminoides Blatt)		1	
14	Kleinflächenblatt		1	
15	Nadelblatt		0	
16	Vollflächenblatt		30	
17	Teilflächenblatt		6	
18	Sukkulentes Blatt		1	
19–24	Sonderformen:		(6)	
	(19) Blauglanz		1	
	(20) Panaschierung etc.		1	
	(21) Samtblatt		1	
	(22) „Waschbrettblatt“		1	
	(23) Drüsenblatt		+	
	(24) Durchbrochene Blätter		1	

Diversitätskennzahl 20769

a) nach Aufnahmen des Verf.; b) nach Aufnahmen von Roth und Merida (1971); c) + = unter 1%; d) nur der Form nach! Eventuelle Funktion s. Seite 86.

Abb. 57. Blattanalysen vom Wolkenwald von Rancho Grande I: 1–5. Acanthaceae (+6), 6. Actinidiaceae, 7–10. Anacardiaceae, 11–14. Anonaceae (+6), 15–18. Apocynaceae (+5), 19–20. Araliaceae (+4), 21–29. Araceae (+2), 30. Asclepiadaceae (+5), 31–35. Begoniaceae (+2), 36–39. Bignoniaceae (+2), 40–43. Bombacaceae, 44–47. Borraginaceae, 48–54. Bromeliaceae (+9), 55–56. Burseraceae, 57–66. Caesalpiniaceae (+4), 67–69. Campanulaceae, 70. Caricaceae, 71–72. Celastracaceae, 73. Chloranthaceae, 74. Compositae (+18), 84. Combretaceae, 85. Commelinaceae, 86. Connaraceae, 87. Convolvulaceae, 88–89. Cucurbitaceae, 90. Cunoniaceae, 91. Dichopetalaceae (+1), 92–93. Cyperaceae (+9), 94. Dilleniaceae, 95. Ebenaceae, 96–100. Elaeocarpaceae, 101–105. Ericaceae (15), 106–117. Euphorbiaceae (+2), 118–119. Erythroxylaceae, 120–122. Flacourciaceae (+4), 123–125. Gentianaceae, 126–133. Gessneraceae (+7).

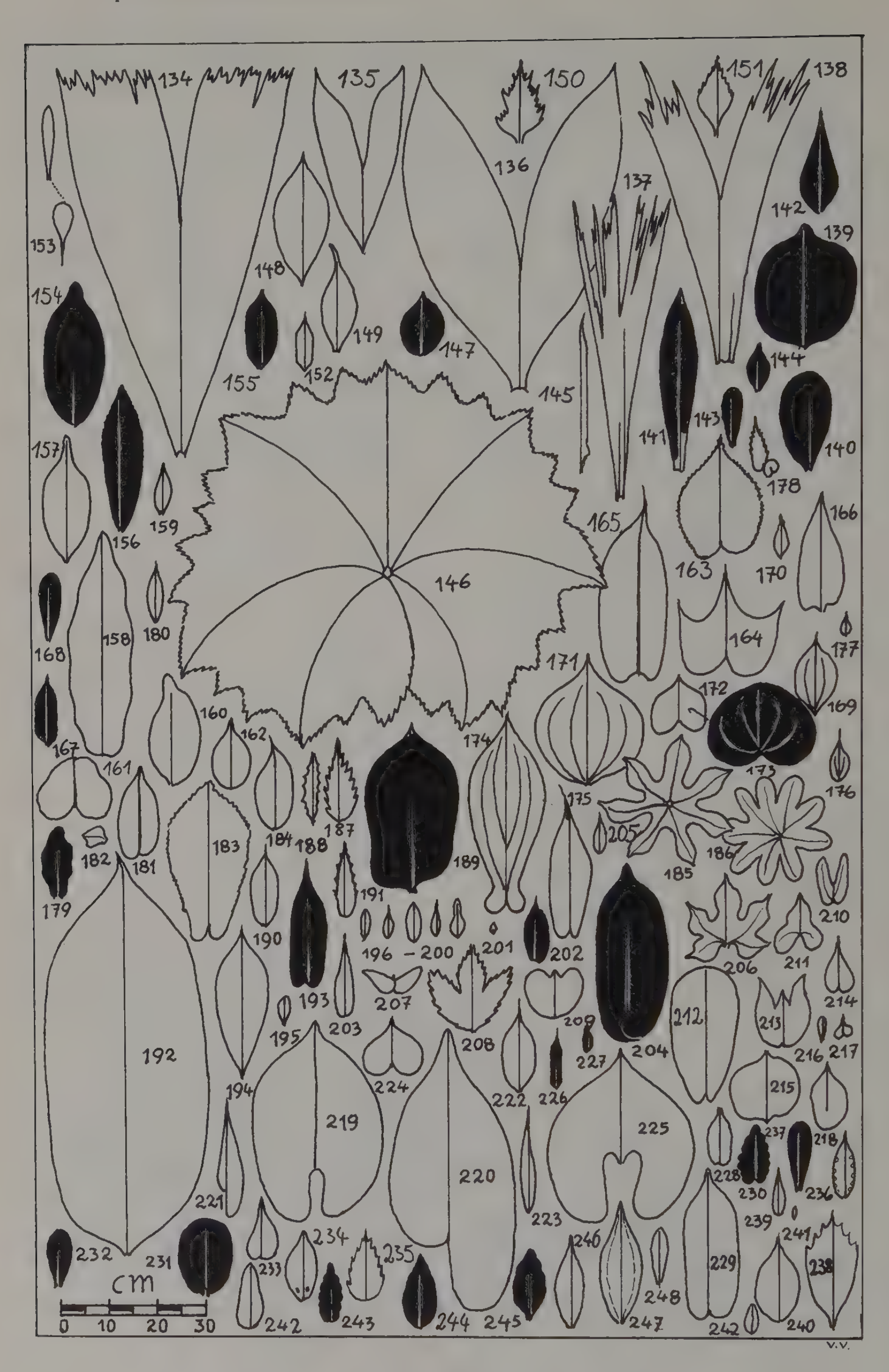

134
135
150
151
138
136
137
142
139
153
148
154
149
147
155
152
145
144
143
141
140
178
157
156
159
165
163
170
166
146
168
158
180
164
177
171
172
169
167
161
160
162
174
173
176
175
205
185
186
179
182
181
183
184
188
187
189
191
210
196 - 200
201
202
204
206
211
214
190
193
195
203
207
208
209
227
212
213
216
217
192
194
219
224
222
226
225
215
218
237
230
236
228
239
241
220
221
223
232
231
234
235
233
246
248
229
238
cm
0
10
20
30
242
243
244
245
247
240
V.V.

Abb. 58. Blattanalysen vom Wolkenwald von Rancho Grande II: 134–138. Palmae, 139–144. Guttiferae, 145. Haemadoreaceae, 146. Hallorrhaginaceae, 147. Hippocrateaceae, 148–149. Icacinaceae, 150–151. Labiatae, 152. Lacistemaceae, 153. Lentibulariaceae, 154–155. Lecythidiaceae, 156–160. Lauraceae (+7), 161–162. Malpighiaceae, 163–164. Malvaceae, 165–166. Marattiaceae, 167–168. Marcgraviaceae, 169–178. Melastomaceae (+34), 179–180. Meliaceae (+2), 181–182. Mimosaceae (+3), 183. Monimiaceae, 184–191. Moraceae (+11), 192. Musaceae (+4), 193. Myristicaceae (+1), 194–195. Myrsinaceae (+5), 196–200. Myrtaceae (+2), 201. Nyctinaginaceae, 202. Ochnaceae (+1), 203. Olacaceae, 204–205. Papilionaceae (+1), 206–214. Passifloraceae (+3), 215–225. Piperaceae (+20), 226–227. Podocarpaceae (+1), 228. Polygalaceae (+), 229–230. Polygonaceae (+2), 231–232. Proteaceae (+2), 233. Ranunculaceae, 234–235. Rosaceae (+2) (+1), 236–237. Rutaceae (+1), 238–239. Sapindaceae (+5), 240. Sapotaceae (+1), 241. Saxifragaceae, 242. Simarubaceae (+2), 243. Staphyleaceae (+1), 244. Sterculiaceae, 245. Symplocaceae, 246–248. Theaceae.

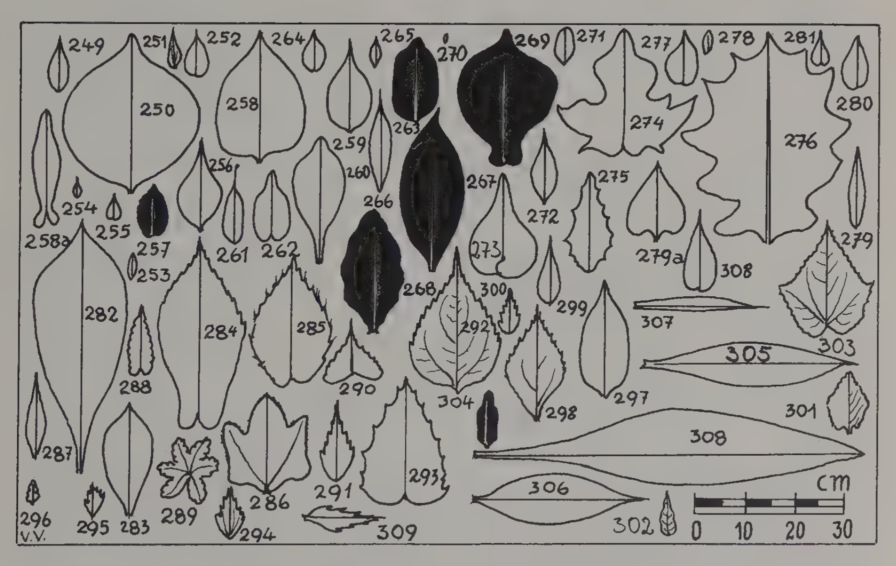
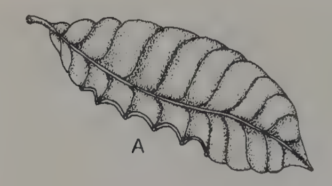


Abb. 59. Blattanalysen vom Wolkenwald von Rancho Grande III: 249–270. Rubiaceae (+ 48), 271–281. Solanaceae (+ 20), 282. Theophrastaceae, 283. Thymeleaceae, 284–286. Tiliaceae, 287. Tovariaceae, 288. Ulmaceae, 289–290. Umbelliferae (+ 4), 291–296. Urticaceae, 297–301. Verbenaceae (+ 1), 304. Vochysiaceae, 305–308. Zingiberaceae, 309. Valerianaceae.



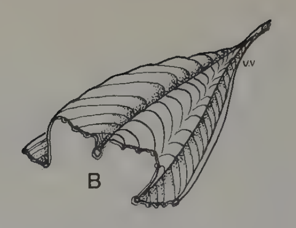


Abb. 60. Oberflächengestaltung sog. Waschbrettblätter: A. *Palicourea* spec. des Wolkenwaldes von Rancho Grande (Querwellen, ein Segment längs herausgeschnitten); B. *Melastoma* spec. Wolkenwald von Malacca (Längswellen, vordere Spreitenhälfte durch Schnitt quer zur Längsachse entfernt).

der Blattanalyse hervorgehobenen Sonderformen bringen uns der Problematik des Optimalwaldes noch näher, als die bisher beschriebenen Unterschiede:

Der *Blauglanz* (Kategorie 10) wurde von GENTNER (1909) als Besonderheit extremer Schattenpflanzen erkannt und von MOLISCH (1931) ausnahmsweise auch bei einer europäischen Art *(Mercurialis perennis)* festgestellt. Ein so intensiv irisierender Blauglanz freilich, wie der einiger *Selaginella*-Arten des Wolkenwaldes von Malacca *(S. willdenowii, S. uncinata* etc.) kommt in unserem neotropischen Wolkenwald nicht vor. Dagegen ist hier die Zahl der Arten, mit weniger intensivem, aber trotzdem deutlichem Blauglanz besonders beim Jungwuchs sehr hoch.

Im Unterwuchs des Wolkenwalds und in Gesellschaft der Blauglanzblätter ist die häufige *Buntblättrigkeit* (Kategorie 20) besonders der krautigen Bodenpflanzen auffallend. Zur regelmäßigen Panaschierung kommt auch die ebenso regelmäßige rote Zeichnung vieler Blätter. Auf jeden Fall bedeuten die weißen Flecken unproduktives Blattparenchym, da dort die grünen Plastiden fehlen, und die roten Stellen Orte geschwächter Assimilation, weil dort das Anthozyan das Chlorophyll verdeckt oder verdrängt. Die Buntblättrigkeit ist also keine Anpassungserscheinung, sondern ein im Wolkenwald toleriertes Adiaphoron, das den Eindruck hoher Diversität steigern hilft.

Samtblätter (Kategorie 21) – also Blätter mit leicht benetzbarem, von einem Haar- oder Papillenfilz bedeckten Spreiten – gelten als Anpassungen an warmfeuchte Tropenwälder. Nach STAHL (1893) und JUNGNER (1891) fördert die rasche Ausbreitung der Wassertropfen auf solchen Blättern ihre Verdunstung, so daß ein auf die Dauer schädlicher Wasserfilm vermieden wird: Die Häufigkeit dieser Samtblätter wird von STAHL besonders betont: „man muß in Westjava lange suchen, bis man eine Ausnahme (also ein Nicht-Samtblatt) findet". Im Wolkenwald von Rancho Grande sind Samtblätter zwar vorhanden, jedoch nur bei wenigen Arten, die zudem zu Familien gehören, in denen das Samtblatt idiotypisch fixiert erscheint: Einige *Begoniaceae, Araceae* und *Vitaceae* gehören hierher. In allen drei Familien sind jedoch Arten mit unbenetzbaren Blättern, auf deren Oberfläche Wassertropfen rasch ableiten, in Rancho Grande häufiger als Arten mit Samtblättern. Der Schluß, daß es sich bei den letzteren nicht um Anpassungs-, sondern um tolerierte idioforme Bildungen handelt, ist naheliegend.

Das sog. *Waschbrettblatt* (Kategorie 22) besitzt eine quer zum Mittelnerv geripelte Spreite: Zwischen je zwei Seitennerven wölbt sich die Blattfläche bogig oder kantig vor, so daß es zu einer ökologisch möglicherweise bedeutsamen Oberflä-

chenvergrößerung kommt (Abb. 60 A). Die Gattungen *Palicourea (Rubiaceae)* und *Ladenbergia (Melastomataceae)* zeigen in Rancho Grande diese Spreitenform. Im Wolkenwald von Malacca entspricht dieser Art der Oberflächenerweiterung eine Längsknickung der Blattspreiten (Abb. 60 b). Ob es sich dabei tatsächlich um Anpassungen an den Standort Wolkenwald handelt, muß – solange nicht experimentelle Ergebnisse vorliegen – offen bleiben. Immerhin ist es wahrscheinlich, daß die Formung der Spreite gleichzeitige Ausnutzung von Ober- und Seitenlicht gestattet, und damit einen Selektionsvorteil darstellt.

Dagegen sind die Blätter mit *auffallenden Drüsen* (Kateg. 23) offensichtlich nur geduldet und nicht standortgemäß. Es gibt davon im Wolkenwald nur wenige Beispiele (unter 10%), und ihre Form und Funktion sind nicht einheitlich: Bei *Fagara ocumarense* (*Rubiaceae,* Nr. 236 der Abb. 58) liegen die Drüsen zwischen den Kerben des Blattrandes, bei *Prunus*-Arten *(Rosaceae)* im Parenchym des Blattgrundes, bei *Inga*-Arten als „extraflorale Nektarien" auf der Rhachis der Fiederblätter. Eine diesen Drüsenorganen gemeinsame konforme Umweltrelation ist also auch hier unwahrscheinlich.

Auch die *„Lochblätter"* (Kategorie 24), bei denen das Spreitenparenchym in den Interkostalfeldern in „programmierter" Art abstirbt, wurden von älteren Autoren (z.B. Kerner, Stahl, Haberlandt) teleologisch interpretiert. Man dachte an Lichtdurchlässe für tiefer liegende Blätter oder an den Schutz gegen die Beanspruchungen mechanischer Art durch Wind und Regen. Die einfache Beobachtung der Anordnung der Blätter und ihres windgeschützten Standortes zeigt, daß solche teleologische Spekulationen fehlgehen. Auch hier ist also eher mit einer tolerierten Mutation als mit einer Anpassungsform zu rechnen.

Von den sechs hier herausgestellten Sonderformen können also nur zwei (Blauglanz- und Waschbrettblatt) als mögliche Anpassungsform an die Umwelt des Optimalwaldes anerkannt werden. Die übrigen sind mit hoher Wahrscheinlichkeit nur geduldete Adiáphora.

Die statistischen Daten der Gestaltung des Blattrandes ergeben 741 ganzrandige auf 162 gezähnte oder gekerbte Blätter. Der Vergleich mit den übrigen tropischen Feuchtwäldern zeigt also einen auffallend hohen Anteil (18%) von strukturierten Blatträndern (vgl. Seite 85).

Dagegen ist die Zahl der Blätter mit Träufelspitzen relativ gering: Nur 5% der gezeichneten und nur 5% aller untersuchten Blätter haben deutliche Träufelspitzen. Dieser Befund stützt die auf Seite 86 geäußerte Ansicht, daß die Frequenz an Träufelspitzen in den wechselfeuchten Waldtypen größer ist als in den immerfeuchten.

Der enorme Formenreichtum der Assimilationsorgane ergibt somit 7 Größen- und 16 Formenkategorien. Die Diversität der Blätter findet also in dem durch unsere Definitionen begründeten Rahmen durch die bezeichnende Kennzahl „23" ihren Ausdruck. Im Wolkenwald kommen also 903 Arten mit insgesamt 23 verschiedenen Blattkategorien vor. Der Diversitätsindex $C_d = 903 \times 23$ ist also 20769 und – das sei schon hier angegeben – damit eine Kennzahl, die zu den höchsten Werten optimaler Vegetation auf unserem Planeten gehört.

Selbstverständlich ist der hier errechnete Diversitätsindex nur einer unter vielen möglichen Methoden, die Varianz der tropischen Fülle faßlich darzustellen. Einen aufschlußreichen ökologischen Vergleich, der über unsere Methodik hinausgeht und sich auf anatomische Be-

obachtungen stützt, bringt MÉRIDA (1964). Sie stellt die Spaltöffnungshäufigkeit und Größe des Optimalwaldes denen einer küstennahen xerophytischen Vegetation gegenüber. Im Wolkenwald (übrigens im selben Bestand, auf dem unsere Untersuchungen gemacht wurden), fanden sich zwei nebeneinander wachsende Pflanzen (*Psychotria botryocephala* und *Danaea alata* – beide mit mesophyllen Normalblättern – mit ganz verschiedenen Spaltöffnungssystemen. Die erstere hatte 1799055 Spaltöffnungen auf den cm² Blattunterseite, die letztere nur 1170! Die Varianzuntersuchung des Autors, die auf den gesamten Messungen MÉRIDAS beruht, ergab für den Optimalwald eine Streuung von 43436, für die xerophytische, also ökologisch einseitige Vegetation, dagegen nur eine Streuung von 605 um den jeweiligen Mittel-

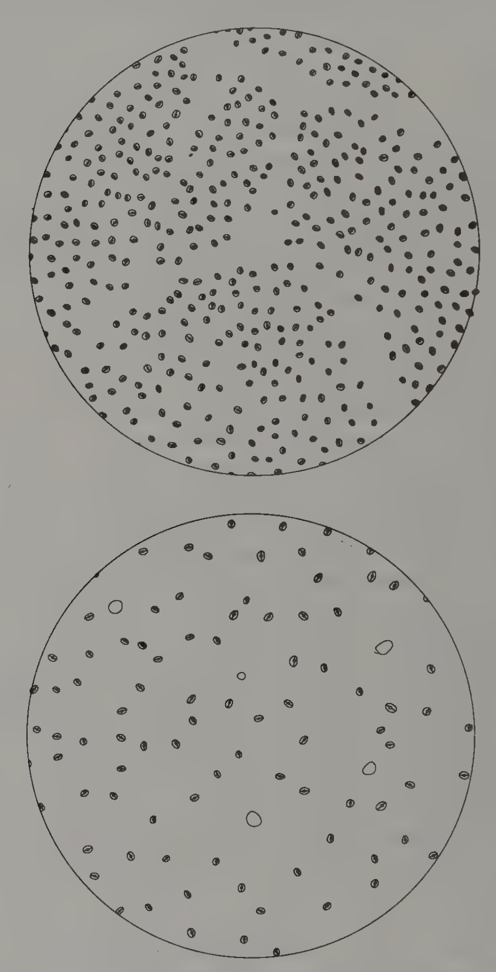


Abb. 61. Beispiel der Diversität der Spaltöffnungszahlen und Spaltöffnungsgrößen bei Pflanzen aus dem Wolkenwald von Rancho Grande (nach MÉRIDA: T. 1964). Links: Abschnitt der unteren Blattfläche von *Eschweilera perumbonata* mit 475 Spaltöffnungen (35786/cm²). Rechts: Abschnitt der unteren Blattfläche von *Gurania spinulosa* mit 101 Spaltöffnungen (7609/cm²).

wert der Spaltöffnungszahlen aller untersuchten Pflanzen. Dies, und Abb. 61, nur als Hinweis, daß zur hohen und nur roh erfaßbaren physiognomischen Diversität der Blätter des Wolkenwaldes u.a. noch anatomische Eigenheiten kommen, die ebenfalls in der Optimalvegetation viel stärker variieren als in einer pessimumnahen.

Sowohl die statistischen, wie die übrigen Angaben über die Blätter des Wolkenwaldes gewinnen erst ihre volle Aussagekraft, wenn sie als Vergleichsdaten denen anderer tropischer und extratropischer Waldtypen entgegengestellt werden. Da der tropische Optimalwald – hier vertreten durch den Wolkenwald von Rancho Grande – die Basis für die Behandlung der folgenden Waldtypen darstellt, wurde er ausführlicher behandelt, als die weiterhin zum Vergleich herangezogenen.



Abb. 62. Einblick in die Baumschicht eines Nebelwaldes; Sanare, Cordillera del Interior, 1800 m. Venezuela.

2.2.2 Der Bergnebelwald

In den tropischen Gebirgen nimmt die Regenmenge und -häufigkeit bis 1500 m im allgemeinen zu und darüber allmählich wieder ab. Trotzdem liegt die Region größter Standortfeuchte höher: Das Kondensationsniveau der an die Gebirge anbrandenden Luftmassen hängt in erster Linie vom Maß der Abkühlung mit zunehmender Meereshöhe ab. Daneben spielen die Wärmeausstrahlung des Bodens und der Luftdruckwechsel eine geringe Rolle. Die Nebelregion liegt daher in Gebirgen am Wärmeäquator (± 9° N) am höchsten, gegen die Subtropen zu am tiefsten. Echte Nebelwälder werden in allen Kontinenten von etwa 2000 m an gefunden. In den heißen Tropen sind sie auch noch über 3000–3500 m stellenweise voll entwickelt: Nicht etwa als kümmerlicher Gebirgswald, sondern als immergrüner Hochwald, der auf sehr günstige Bedingungen für den Pflanzenwuchs schließen läßt. Erst wenn bei weiterem Anstieg die Regionen des gelegentlichen und schließlich die des immer häufigeren Frostes erreicht werden, ändert sich das Waldbild neuerlich und von Grund auf.

Auf den ostafrikanischen Tropenbergen liegt der Nebelwald (Mountain Forest Belt) zwischen 2000 und 3000 m und erreicht am Mount Kenya sogar 3500 m (Hedberg 1951). In Westafrika mit seinen niederen und weniger abrupten Erhebungen breiten sich Nebelwälder zwischen 1800 und 2400 m (Lebrun 1935) aus. In Südasien liegen die Nebelwaldgürtel ebenfalls um 2000 m herum. In den subtropischen Regionen des Himalaja beginnt der Nebelwald schon unter 2000 m und die Waldbäume werden mehr und mehr durch Hochsträucher ersetzt. In den Anden hält sich das Optimum der Nebelwälder etwa bei 2100 m. Ist das Allgemeinklima am Fuß der Gebirge sehr feucht, so beginnt der Nebelgürtel tiefer, je trockener es dort ist, desto höher liegt dann der Nebelwald, der dann auch an Mächtigkeit verliert.

Tafel 7

Polylepis-Wald der Cierra Nevada von Mérida, 4250 m, also etwa 1000 m höher als die geschlossene Waldgrenze! Im Vordergrund die roten Stämme des „Coloradito", der Rosacee *Polylepis sericea.* Unterwuchs: *Senecio formosus*-Sprosse und reichlich Bodenmoose. Hintergrund: *Espeletia moritziana* und *E. alba, Hypericum* und *Valeriana*-Zwergstrauchschicht (Foto Lotte Vareschi).



Mit der Höhe über dem Meere verschwinden auch die roten Lateritböden und machen gelben, schwach laterisierten Böden Platz, die dort, wo die Nebelwälder am üppigsten gedeihen, sogar in podsolierte Böden übergehen, in denen unter einer kräftigen Mull- und Rohhumusschicht Bleicherde liegt. Der Anreicherungshorizont unter der letzteren ist allerdings meist nicht so deutlich wie in den Podsolböden der höheren Breiten.

Ein besonders in der forstlichen Literatur bereits als „klassisch" anzusprechender Nebelwald ist der bei San Eusebio in den venezolanischen Anden in 2300 m Höhe gelegene Wald „Carbonera". Diesen Wald haben die Pioniere des Waldbaus in Venezuela, LAMPRECHT und VEILLON (1953 bis 1965), genau durchforscht, und gaben mir dabei Gelegenheit, meine botanisch-ökologischen Arbeiten mit den ihren zu koordinieren. So ist der Wald der „Carbonera" in vieler Hinsicht ganz besonders geeignet, als repräsentatives Beispiel eines tropischen Bergnebelwaldes vorgestellt zu werden.

Die Holzartenlisten der Forstforscher (l. c.) wurden durch meine eigenen Aufnahmen, welche auch kleinere Baumarten umfassen, die der Förster meist nicht zu berücksichtigen hat, ergänzt. Die Artenzahl der Bäume liegt im Bearbeitungsgebiet bei 106, auf einer Fläche von 3 ha zählten LAMPRECHT und VEILLON (l. c.) 1100 Stämme, die sich auf 120 Arten verteilten. Im selben Waldraum betrug die Gesamtartenzahl der Kormophyten 307 Arten aus 75 Familien. Ein beachtlicher floristischer Reichtum in solcher Meereshöhe!

Tafel 8

Oben: Typisch tiefgründiges Bodenprofil der Llanos im venezolanischen Staat Monagas. Man erkennt von oben nach unten: den verkrusteten harten Oberboden, den lateritischen, stark ausgewachsenen Unterboden mit Bleicherde-Schlieren. Die Vegetation ist eine dürftige Savanne, die fast alljährlich abgebrannt wird. Den Rand des Abbruchs begleitet eine vegetationslose Zone, die man vom Flugzeug aus regelmäßig feststellen kann.
Unten: Sukkulentenwald bei Carora (450 m, Venezuela). Im Vordergrund *Cereus lemairei* mit seinem typischen Kandelaber-Wuchs daneben andere *Cereus*-Arten, die *Opuntia wentiana* und Malvaceensträucher (*Sida, Bastardia*). Im Hintergrund das als echter Wald ausgebildete dichte „Cardonal".



Abb. 63. Waldinneres desselben Nebelwaldes (wie Abb. 62) nach einem Sturzregen.



Abb. 64. Subtropischer Bergnebelwald im Himalaja (Chungtang, 1500 m) mit Rhododendron-Araliaceen-Strauchschicht, darunter üppige Krautschicht und reichlicher Moosbehang (Foto E. Krause).

Der üppige Wald und die hohe Artenzahl sind vor allem durch das günstige Allgemeinklima der Region möglich. Das Klimadiagramm (Abb. 65) zeigt, daß die mittlere Jahrestemperatur (14,4 °C) der Höhenlage entsprechend rund 5 °C tiefer liegt als im Wolkenwald, jedoch ähnlich wie bei diesem nur sehr wenig um diesen Mittelwert schwankt. Die Regenmenge ist das ganze Jahr über sehr hoch, nur vom Dezember bis Februar gering; die Regenkurve aber überschneidet sich auch hier nicht mit der Temperaturkurve, so daß eine eigentliche Dürrezeit fehlt (vgl. WALTER 1970). Während einer solchen nur relativen Trockenperiode fallen meist auch die nichtmeßbaren Niederschläge aus. Trotzdem bleibt der Wald immergrün, weil die Transpiration wegen der fehlenden Hitze mäßig bleibt.

Die Artenzahl-Arealkurve (Abb. 66 A) zeigt, daß repräsentative Probeflächen mindestens 2500 m^2 umfassen müssen. Pflanzensoziologische Analysen, die auf einer großen Zahl solcher Probeflächen beruhen, sind bei dieser Flächengröße und der ungemein reichen, schwer einzusehenden Epiphytenflora nur schwer durchführbar, aber immerhin – im Gegensatz zum Wolkenwald – bereits möglich.

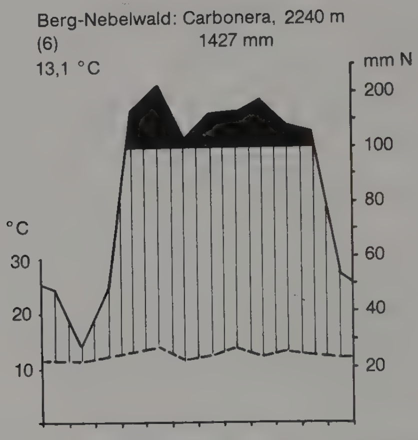


Abb. 65. Klimadiagramm eines typischen Nebelwaldes (La Carbonera, 2300 m, Venezuela).

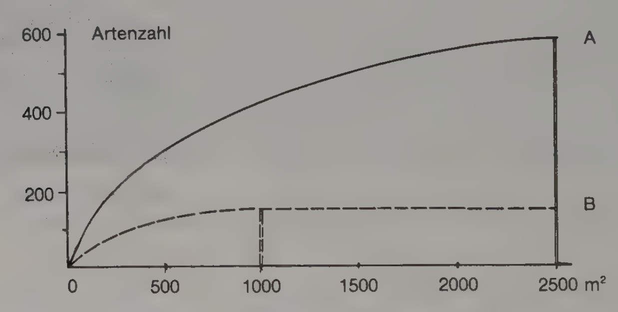


Abb. 66. Artenzahl-Arealkurve: A. Nebelwald La Carbonera (Minimiareal 2500 m^2); B. Feuchter Passatwald vom Rio Caura (Minimiareal 1000 m^2).

Von dem 160 m langen und 10 m breiten Profil nach LAMPRECHT und VEILLON (l.c.) wurde ein 50 m langer Ausschnitt in Abb. 67 wiedergegeben. Er enthält nur die Bäume, welche über 10 cm Durchmesser haben. Der Wald erscheint mehr oder weniger dreischichtig: Eine Schicht mit jungen Stämmen und kleineren Holzarten zwischen 2 und 10 m, eine untere Hochwaldschicht von etwa 10–25 m und eine stellenweise freilich lückige Schicht von Überständern zwischen 25 und 35 m. In einem genauen Schichtdiagramm (Abb. 68), das auf Beobachtung des ganzen Profils (160 m) und darüber hinaus beruht, kommt allerdings die mittlere Kronenschicht (II) nur schwach zum Ausdruck. Auch gibt das forstlich orientierte Profil keine Auskunft über den Unterwuchs, die Lianen und die Epiphyten.



Abb. 67. Profil durch den andinen Nebelwald (La Carbonera); 10 m breit (nach LAMPRECHT und VEILLON 1957). 1. *Guarea kunthiana* (Meliaceae), 2. *Ilex* spec. (Aquifoliaceae), 3. *Beilschmiedia sulcata* (Lauraceae), 4. *Meriana subumbellata* (Melastomaceae), 5. *Cyathea divergens* (Cytheaceae), 6. *Weinmannia* spec. (Cunoniaceae), 7. *Podocarpus rospigliosii* (Podocarpaceae), 8. *Billia columbiana* (Hippocastanaceae), 9. *Guettarda steyermarki* (Rubiaceae), 10. *Clusia multiflora* (Guttiferae), 11. *Myrcinanthes orthostemon* (Myrtaceae), 12. *Myrcia fallax* (Myrtaceae), 13. *Ocotea* spec. (Lauraceae), 14. *Persea ferruginea* (Lauraceae), 15. *Myrcia acuminata* (Myrtaceae), 16. *Graffenrieda latifolia* (Melastomaceae), 17. *Eugenia karsteniana* (Myrtaceae), 18. *Nectandra laurel* (Lauraceae). A/B = Grenze des Bisekts, Abb. 69.

Anschaulicher ist die Waldstruktur in dem Ausschnitt der Mittel- und Unterschichten als halbschematischer Bisekt dargestellt. Der ihm entsprechende Profilabschnitt ist in Abb. 67 mit A–B bezeichnet.

Wie beim Wolkenwald ist auch hier der Umriß des Waldes durch gruppenweise auftretende Hochstämme (sog. Überständer) aufgelockert. Der Lichteinfall von oben her ist also zunächst reichlich. Das Gedränge der verschiedensten Lebensformen weist auf nahezu optimale Standortsbedingungen hin. Das gegenüber dem Wolkenwald um etwa 5 °C erniedrigte Jahresmittel ruft jedoch eine gewisse Einseitigkeit hervor, die sich zum Beispiel im Mischungsverhältnis äußert: Beim Wolkenwald ergab sich ein Mischungsgrad von 25–37%. Hier zählt LAMPRECHT (l.c.) auf einer Fläche von 3 ha 1100 Stämme bei einer Artenzahl von 120. Der Mischungsgrad ist mit 10,9 um das etwa dreifache geringer! Es ist also nicht erstaunlich, daß auf dem nur 22 m langen Bisekt (Abb. 69) sich bereits mehrere Holzarten wiederholen.

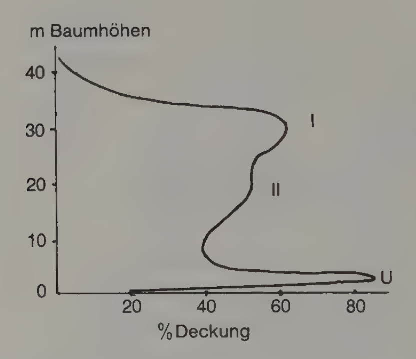


Abb. 68. Schichtdiagramm: Nebelwald (Carbonera). I = Obere, II = mittlere Kronenschicht, U = Unter- und Jungwuchsschicht.

Abb. 69. Bisekt, halbschematisch durch die unteren Vegetationsschichten des Gebirgsnebelwaldes von La Carbonera, 2300 m, Anden von Venezuela. Der Bisekt entspricht einem Teil (A–B) des Forstprofils Abb. 67 von LAMPRECHT und VEILLON (1957). Die wichtigsten Arten (P = das Exemplar ist auch im Profil Abb. 67 angegeben): 1. *Guarea kunthiana* (Meliaceae) P, 2. *Ilex* spec. (Aquifoliaceae) P, 3. *Beilschmiedia sulcata* (Lauraceae) P, 4. *Meriana subumbellata* (Melastomataceae) P, 5. *Cyathea divergens* (Cyatheaceae) P, 6. *Weinmannia* spec. (Cunoniaceae) P, 7. *Podocarpus rospigliosii* (Podocarpaceae) P, 8. *Billia columbiana* (Hippocastanaceae) P, 10. *Clusia multiflora* (Guttiferae) P, 11. *Myrcianthes orthostemon* (Myrtaceae) P, 12. *Myrcia fallax* (Myrtaceae) P, 13. *Ocotea* spec. (Lauraceae) P, 15. *Myrcia acuminata* (Myrtaceae) P, 17. *Eugenia karsteniana* (Myrtaceae) P, 18. *Nectandra laurel* (Lauraceae) P, 19. *Laplacea fruticosa* (Theaceae), 20. *Zanthoxylum quinduensis* (Rutaceae), 21. *Securidaca* cf. *purpurea* (Polygalaceae), 22. *Phoebe cinnamifolia* (Lauraceae), 23. *Podocarpus oleifolius* (unterdrückt) (Podocarpaceae), 24. *Ficus velutina* (Moraceae), 26. *Scheffleria rubiginosa* (Araliaceae), 27. *Cordia caracasana* (Boraginaceae), 28. Caesalpiniaceae gen., 40. *Roupala montana* (Proteaceae), 41. *Trema micrantha* (Ulmaceae), 42. *Sapium stylare* (Euphorbiaceae), 43. *Passiflora lindeniana* (Passifloraceae).


m
30
20
10
7
3
7
13
12
15
12
4
12
6
2
23
10
6
8
11
6
10
18
17
22
15
1
19
40
24
43
42
39
19
27
5
20
24
21
26
41
N.V.



Abb. 70. Epiphytische Gehängemoose und Lebermoose im tropischen Nebelurwald La Cabonera (2400 m).

Der Unterwuchs ist im Nebelwald im allgemeinen dichter als im Wolkenwald, wo zwischen den relativ großen Stauden und Sträuchern meist genug Raum ist, um einige Meter ohne Machetenhieb vorzudringen. Im Nebelwald sind die Unterwuchspflanzen im ganzen von geringem räumlichen Anspruch, aber dichter miteinander verflochten, obwohl die Lianen – sonst oft das größte Hindernis – nur eine geringe Rolle spielen.

Die Epiphyten dagegen erreichen hier nach Masse, Arten- und Lebensformenzahl ein für Venezuela sonst nirgends erreichtes Maximum. Auf einem in der „Selva de Mucui" bei 3000 m gefällten *Podocarpus oleifolius* von 18 m Höhe und 55 cm Stammdurchmesser stellte ich 60 Arten von Epiphyten fest:

Orchideae 14	Filices 5
Ericaceae 2	Hautfarne 3
Acanthaceae 1	Laubmoose 7
Malpighiaceae 1	Lebermoose 7
Bromeliaceae 3	Flechten 13
Piperaceae 4	Pilze +

Die größten Epiphytenmassen umschließen muffartig die untersten meist waagrechten Hauptäste der hohen Bäume. Am Stamm reichen die Epiphytenüberzüge oft bis zum Waldgrund herab und gehen dort dann in eine ebenso reiche Bodenvegetation gleicher oder verwandter Lebensformen über (Abb. 70).



Abb. 71. Blattanalysen vom Bergnebelwald der Carbonera, 2300 m. 1. *Acrostichaceae* (+4), 2. *Anacardiaceae*, 3. *Aquifoliaceae*, 4–6. *Araceae* (+6), 7–10. *Araliaceae*, 11. *Blechnaceae* (+4), 12. *Boraginaceae* (+2), 13. *Bromeliaceae* (+15), 14. *Brunelliaceae*, 15. *Caprifoliaceae*, 16. *Chloranthaceae*, 17. *Clethraceae*, 18–20. *Cunoniaceae*, 21. *Cyperaceae* (+2), 22–26. *Euphorbiaceae* (8), 27. *Flacourtiaceae*, 28. *Gramineae* (+8), 29–31. *Guttiferae* (+2), 32. *Hippocrateaceae*, 33–38. *Lauraceae* (+5), 39. *Lecythidiaceae* (+3), 40. *Malpighiaceae*, 41. *Marattiaceae* (1), 42–46. *Melastomaceae* (+5), 47. *Meliaceae*, 48. *Mimosaceae*, 49. *Moraceae* (+2), 50. *Myrsinaceae* (+1), 51–53. *Myrtaceae* (+4), 54–58. *Orchidaceae* (+27), 59–60. *Palmae* (+1), 61–62. *Papilionaceae* (+10), 63. *Passiflorae*, 64–67. *Piperaceae* (+9), 68–70. *Podocarpaceae*, 71. *Proteaceae*, 72–74. *Rosaceae* (+2), 75–79. *Rubiaceae* (+5?), 80. *Rutaceae*, 81. *Sabiaceae*, 82. *Sapindaceae*, 83. *Staphyleaceae*, 84. *Styracaceae*, 85. *Symplocaceae*, 86–87. *Theaceae*, 88. *Ulmaceae*, 89. *Verbenaceae* (+1), 90. *Vitaceae*, 91. *Vochysiaceae*.

Auch Epiphyllen gibt es in hoher Artenzahl, jedoch in viel geringerem Ausmaß als im Wolkenwald.

Die Unterwuchsschicht mit ihrem besonders feuchten Mikroklima ermöglicht auch üppiges Vorkommen der Hautfarne: Die Gattungen *Mecodium, Sphaerocionium, Didymoglossum* und *Trichomanes* finden hier ihre idealen ökologischen Nischen (VARESCHI 1968).

Wie zu erwarten, findet das gegenüber dem Wolkenwald schon etwas herabgesetzte Standortoptimum seinen stärksten Ausdruck in den Eigenschaften der Blätter. Die Blattanalysen von 202 Arten sind in den 91 Beispielen der Abb. 71 dargestellt. Schon auf den ersten Blick fällt die größere Homogenität der Blattformen auf: Es dominieren die Mesophyllen (73%) und die Normalblattform (65%). Die einzelnen Anteile an den Kategorien sind in der Tab. 3 dargestellt. Die Nadelblätter, die im Wolkenwald fehlen, sind hier durch die zweier *Podocarpus*-Arten *(P. rospigliosii* und *montanus)* vertreten. Dafür fehlen sukkulente Blätter vollständig. Auch gibt es hier weniger Sonderformen als im Wolkenwald, und der Prozentsatz an strukturierten Blatträndern ist höher. Trotz der hohen Feuchtigkeit sind Träufelspitzen nur mit 3% vertreten.

Auf dem Minimiareal kommen im andinen Nebelwald der „Carbonera" 202 Arten und 17 Blattkategorien vor. Damit ist die Diversitätskennzahl (3434) zwar

Tab. 3. Blattkategorien von 202 Arten des Nebelwaldes von La Carbonera

Nr.	Kategorien	%
	Größen:	
2	makrophyll	10
3	mesophyll	73
4	mikrophyll	8
5	nanophyll	3
6	leptophyll	6
8	Rand (gez. od. gek.)	29
9	Träufelspitze	3
	Formen:	
10	Normalblatt	65
11	Regenwaldblatt	6
12	Langblatt	8
13	Grasblatt	2
15	Nadelblatt	1
16	Vollflächenblatt	14
17	Teilflächenblatt	3
19–21	Sonderformen	(3)
	(19) Drüsenblatt	+
	(20) Blattflügel	1
	(21) extreme Heterophyllie	+
	Diversitätskennzahl: 3434	

deutlich kleiner als die des Wolkenwaldes, aber immer noch bedeutend höher als bei den übrigen Waldtypen Venezuelas und vor allem auch höher als bei allen bisher untersuchten Regenwäldern.

2.2.3 Die Regenwaldtypen

Während Wolken- und Nebelwald in verschiedenen Kontinenten, unbeschadet ihres verschiedenen Artenspiegels, physiognomisch erstaunlich einheitlich wirken, ist „der Regenwald" ein Sammelbegriff, dem verschiedene Botaniker ganz verschiedene Inhalte geben. Studiert man etwa die Verbreitung „des" Regenwaldes auf den Vegetationskarten von Venezuela, so erhält man bei zehn verschiedenen Autoren acht grundverschiedene Regenwaldareale (Abb. 72). Die Unterschiede gehen nicht etwa auf ungenügende Landeskenntnis der Forscher zurück, sondern darauf, daß die einzelnen Beobachter dem Begriff „Regenwald" ganz verschiedene Inhalte geben. Während nach Faber (1935) mehr als die Hälfte Venezuelas „eigentlich" von Regenwald bestanden sein müßte, gehe ich mit Holdridge (1966) und Hueck (1938) einig, daß das südamerikanische Regenwaldgebiet zwar von Wendekreis zu Wendekreis reicht, jedoch viele Gebiete – unter anderen eben auch Venezuela – ausspart.

Hohe und jahrüber gleichmäßig verteilte Regen bei gleichbleibend hoher Temperatur gelten mit Recht als die entscheidenden Bedingungen des Regenwaldes. Würde man von allen anderen Faktoren absehen, die sich diesen beiden Hauptfaktoren hinzugesellen, so müßte man in der Natur eine Vegetation tropenweit verbreitet antreffen, die diesen „Regenwald" konkret darstellt. Aber: „Abstraktionen in der Wirklichkeit geltend machen, heißt Wirklichkeit zerstören." Mit diesen Worten mahnt uns der Kantianer Hoffmeister (1955), daß es ratsam ist, der Begriffsbildung die konkrete Konfrontierung vorangehen zu lassen.

Die Nebenfaktoren, die jene Waldtypen mit bedingen, denen wir realiter begegnen, sind: Vorübergehende oder längere, wenn auch seltene Trockenperioden, verschieden starke Hangneigung, verschiedene Struktur und Zusammensetzung des Bodens, verschiedene Meereshöhe und Vorherrschen von Schwarz- oder Weißwasser bei alljährlichen Überschwemmungen.

Jeder dieser Nebenfaktoren veranlaßt, daß der vorgefundene Regenwaldtyp in der ökologischen Reihe, die vom Optimum gegen das Pessimum zu absteigt, seine besondere Einstufung fordert. Und dabei zeigt sich, daß gerade die extremsten Regenwälder der Tiefebenen weit davon entfernt sind, der Vorstellung des Ökologen von einer Optimalvegetation zu entsprechen: Die dauernden Regenfälle schlämmen den Boden zu, der Sauerstoff wird von den Wurzeln verbraucht, die Standortseigenheiten werden einseitig, so daß sich nur ganz bestimmte Arten und Lebensformen zusammenfinden und der Wald keine extrem hohen Diversitätsgrade aufweisen kann.

Andererseits kann bei demselben Großklima ein geneigter Boden den Wasser- und Gashaushalt des Untergrundes derart verbessern, daß dort ein Waldtyp gefunden wird, der dem Rang eines Optimalwaldes im Sinne des Ökologen schon näher kommt.

Diese Sachlage zwingt dazu, bei der Behandlung der Regenwälder von konkreten Waldbeständen auszugehen, die dann für alle ähnlichen Waldformen vertretungsweise gutstehen.



Abb. 72. Verbreitung des „Regenwaldes“ in Venezuela nach der Ansicht von zehn verschiedenen Autoren.

Dieser Einstellung des Blickwinkels auf den repräsentativen Einzelbestand folgt schlüssig die Benennung der Regenwaldtypen nach dem geographischen Bereich, dem sie angehören.

Der Regenwald von Borneo (Mount Silam)

Wer von Buchen- oder Birkenwäldern spricht, macht die dominierende Holzart zum bezeichnenden Merkmal des Waldes. Im tropischen Optimalwald ist die Durchmischung der Baumarten so intensiv, daß es schwerfällt, eine einzelne Art mit Abstand als dominierend herauszustellen. Im Begriffsraum *zwischen* diesen Extremen hält sich der Regenwald von Borneo: Hier ist es zwar keine einzelne Pflanzen*art,* wohl aber eine einzelne Pflanzen*familie,* der die meisten Bäume angehören: die der *Dipterocarpaceae.*

Diese Familie hat außerhalb der altweltlichen Tropen nur selten einen Vertreter, sie ist im südasiatisch-malaiischen Raum mit nahezu 400 Arten vertreten, mehr als die Hälfte davon wachsen in Regenwäldern. Und gerade die extremsten Regenwälder der Erde sind von Dipterocarpaceen beherrscht. Die Pflanzendecke ist daher einförmig und läßt auf einseitige Bedingungen und auf relativ geringe Diversität schließen.*

Als Beispiel für einen solchen extremen Regenwald wurde der Wald vom Fuß des Mount Silam in Sabah, Borneo, gewählt und hier im Folgenden kurz als „Borneowald“ bezeichnet. Er liegt im Zentrum des asiatischen Areals der Dipterocarpaceen, das von Pakistan bis zu den Philippinen und von Nordindien bis zu den Sundainseln reicht.

Die Gelegenheit, diesen Bestand gründlich zu untersuchen, verdanke ich Dr. W. Meijer, Sandakan, der mir bei der Feldforschung beistand und durch seine Schriften (1964, 1967) die Ausarbeitung der Ergebnisse ermöglichte. Auch seinen tüchtigen, malaiischen Forstbeamten, die neben aller forstlichen Versiertheit sich noch die Fähigkeit erhalten haben, die bis 70 m hohen Bäume zu erklettern und die nötigen botanischen Proben zu sammeln, möchte ich danken!

Die klimatischen Voraussetzungen für diesen „Borneowald“ sind folgende: Einmal eine hohe, wenig um das Jahresmittel von 26 °C schwankende Temperatur und dann die starken und andauernden Niederschläge, die nach Interpolation der nächsten meteorologischen Stationen nahe bei 5000 mm liegen. Diese Regen sind so verteilt, daß Jahre vergehen können, ehe einmal eine Woche ganz ohne Regen registriert wird. Die Luftfeuchtigkeit im Innern des Waldes sinkt selten unter 90%. Trotz des abgestuften Kronenschlusses ist der relative Lichtgenuß in Bodennähe nur $\frac{1}{80}$ bis $\frac{1}{40}$ der Gesamtstrahlung. So ist diese wiederum trotz des hohen Sonnenstandes nicht höher als in Mitteleuropa, weil die wasserdampfgesättigte Atmosphäre die Einstrahlung schwächt.

Der Boden ist tiefgründig, ohne deutliche Humus- oder Mullschicht. Im wesentlichen besteht er aus Braunlehm (Strich Munsell: 5yR $\frac{6}{8}$), der nur in den obersten Zentimetern einen schwachen Umbraton (5yR $\frac{5}{2}$) aufweist. Gegen die Tiefe zu wird das Profil etwas sandig, und der Strich spielt ab 2,5 m mehr nach Braunorange (5y R $\frac{6}{8}$) hin, so daß man an alte Latosole denken kann. Da die Bodenoberfläche im typischen Fall nicht geneigt ist, erscheint sie durch die dauernden

* 1979 kam die Nachricht, daß im Territorio Amazonas von Venezuela zwei Dipterocarpaceen-Arten entdeckt wurden.

Regengüsse völlig zugeschlämmt: Eine kolloidal gebundene Decke, die den Unterboden von der Atmosphäre förmlich isoliert! Die Schlußfolgerung, daß damit in den oberen Bodenhorizonten der durch die Wurzelatmung verbrauchte Sauerstoff schwerlich rasch ersetzt werden kann, ist naheliegend. Wahrscheinlich ist gerade dieser behinderte Gaswechsel im Boden jener Faktor, der dem Dipterocarpuswald seinen deutlich einseitigen Charakter aufzwingt. Dazu kommt noch, daß sich dieser Wald seit 30–60 Jahrmillionen gleichgeblieben ist (MEIJER 1964), so daß die Nährstoffe im Boden dauernd in derselben Richtung ausgenutzt werden, wodurch die Einseitigkeit der Flora zunimmt, ein Vorgang, der dadurch an Rückkoppelungserscheinungen erinnert, daß der auf solche Art eingeschränkte Artenspiegel wiederum die einseitige Bodennutzung verstärkt. Unter diesen Umständen wird es nicht überraschen, wenn der Borneowald – und mit ihm die meisten asiatischen *Dipterocarpus*-Wälder – ein scharf profiliertes Bild zeigt, das sich mit den üblichen Vorstellungen des üppigen Regenwaldes nicht deckt.

Vom Standpunkt des Försters aus freilich ist er einer der üppigsten Tropenwälder überhaupt: Er besteht nämlich praktisch nur aus Bäumen, von denen die meisten geradschäftig und bis hoch hinauf astrein sind. Vom wenige Zentimeter hohen Sämling bis zum 70 m hohen Riesenbaum gibt es alle Übergänge, und andere Lebensformen als die der Bäume scheinen fast völlig zu fehlen. Erst bei genauerem Hinsehen entdeckt man einige Lianen, Kräuter und „Rohre“. Auch die Epiphyten sind nicht reichlich vorhanden, und der Überzug von Epiphyllen erreicht nirgends die Dichte, die auf alten Nebel- und Wolkenwaldblättern so auffallend ist.

Von diesem Borneowald wurden von MEIJER und seinen Forstbeamten 36 Probeflächen von 1 chan Seitenlänge (1 chan = 5,30 m) untersucht und gleichzeitig von mir Profile und Bisekte ausgesteckt und bearbeitet. Dabei ergab sich eine Artenzahl von 147 Kormophyten. Darunter waren nur drei Arten von Lianen, 4 Farnarten, 9 Bodenkräuter und drei Arten von „Rohren“ zu bemerken. 132 Arten – also 90% des gesamten Artenspiegels – gehörte der Lebensform der Bäume an.

Steht man im Inneren des Waldes, so hat man den Eindruck einer dürftig durchblätterten Säulenhalle, die das Vordringen kaum behindert. Erst in etwa 5 m Höhe beginnen sich die Laubkronen des bisher unterdrückten Jungwuchses zu entfalten, der Kronenschluß wird erst zwischen 20 und 50 m über dem Boden dicht. Darüber lockert er sich dann rasch auf. Die Kronen der 60–80 m hohen Riesenbäume bilden keine geschlossene Decke, so daß der Waldumriß nach oben hin aufgelockert erscheint.

Recht problematisch scheint mir die Verallgemeinerung vom oft zitierten „dreischichtigen Regenwald“ zu sein. Es gibt tatsächlich auch im Borneowald Stellen, an denen das Vorurteil von dem dreischichtigen Urwaldstockwerk bestätigt erscheint. Je größer jedoch die genauer bearbeitete Waldfläche ist, um so mehr verwischt sich diese Gliederung; nur die um 5 m hohe Jungholzschicht setzt sich von der übrigen Baumschicht deutlich ab. Diese entspricht als Ganzes eher der klassischen Verteilungskurve. Das Schichtdiagramm (Abb. 73, ausgezogene Kurve) beruht auf weiträumigen Durchschnittswerten.

Vergleicht man den halbschematischen Bisekt (Abb. 74) mit dem der bereits abgebildeten Wälder, so fällt hier der fast mathematisch ausgewogene Stufenschluß der Baumkronen auf. Unter Stufenschluß versteht man seit WAGNER (1928) eine vertikale Aufgliederung der Kronenschichten, in der Art, daß die Laubmassen der Einzelbäume gestaffelt neben- und schräg übereinander liegen, so daß das Kro-

nendach als Ganzes treppenartig gegliedert ist. Diese Vertikalgliederung zwingt den Bäumen je nach Alter und Höhe über dem Boden ganz verschiedene Kronenformen auf: Die Keimpflanzen sind nach Art der Schattenpflanzen teppichartig ausgebreitet, die Kronen der jüngsten Baumgeneration sind schmal und hoch, dürftig und locker entwickelt. Darüber stehen in der Höhe des schärfsten Ausscheidungskampfes kugel- oder keulenförmige, geballte Kronen, während die breitausladenden Schirmkronen den 40–70 m hohen Überständern vorbehalten sind.

Da 33% aller Baumarten der Familie der Dipterocarpaceen angehören, erscheint der Borneowald erstaunlich homogen; um so mehr als die Kronen- und Blattformen der 8 verschiedenen Gattungen und 38 verschiedenen Arten untereinander sehr ähnlich sind. Diesem physiognomischen Aspekt widerspricht jedoch der tatsächliche Befund einer starken Artenmischung. Der Mischungsgrad ist 22,2%, also nahezu so hoch wie im Optimalwald! Dieser Befund wird durch die dominante Pflanzenfamilie verschleiert, außerdem dadurch, daß in den 36 Probeflächen 53 Holzarten nur ein- bis dreimal vorkommen, so daß man die beigemischten Arten erst nach und nach zu Gesicht bekommt. Nur wenige der Mischhölzer wirken auffallend und fremdartig: Etwa *Podocarpus theysmannianus* durch die fast nadelartigen, dunklen Blätter (Abb. 75/39), die Linacee *Alanthospermum* spec. durch ihre deutliche Laubausschüttung (Nr. 36), der archaisch wirkende – und wirklich ein Relikt darstellende – Borneodendron enigmaticum (Nr. 43) und die acht dunkel- und kleinblättrigen *Eugenia*-Arten (Nr. 37, 47).

Im Bereich der bodennahen Waldschicht fallen die vielen Baumarten mit Brettwurzeln auf, die auf die Sauerstoffarmut der Böden hinzuweisen scheinen (s. Seite

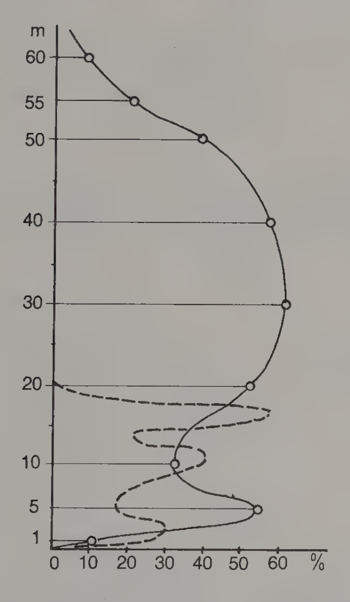


Abb. 73. Vergleich zweier Schichtdiagramme. Ausgezogene Kurve: Regenwald vom Mt. Silam, Borneo; gestrichelte Kurve: Saisonregenwald von El Dorado, venezolanische Guayana. Absz. im Deckungsgrad in %; Ordn. Vegetationshöhe in m.


m
60
40
20
0
0
10
20
30
40
50
60
70
80
90
m

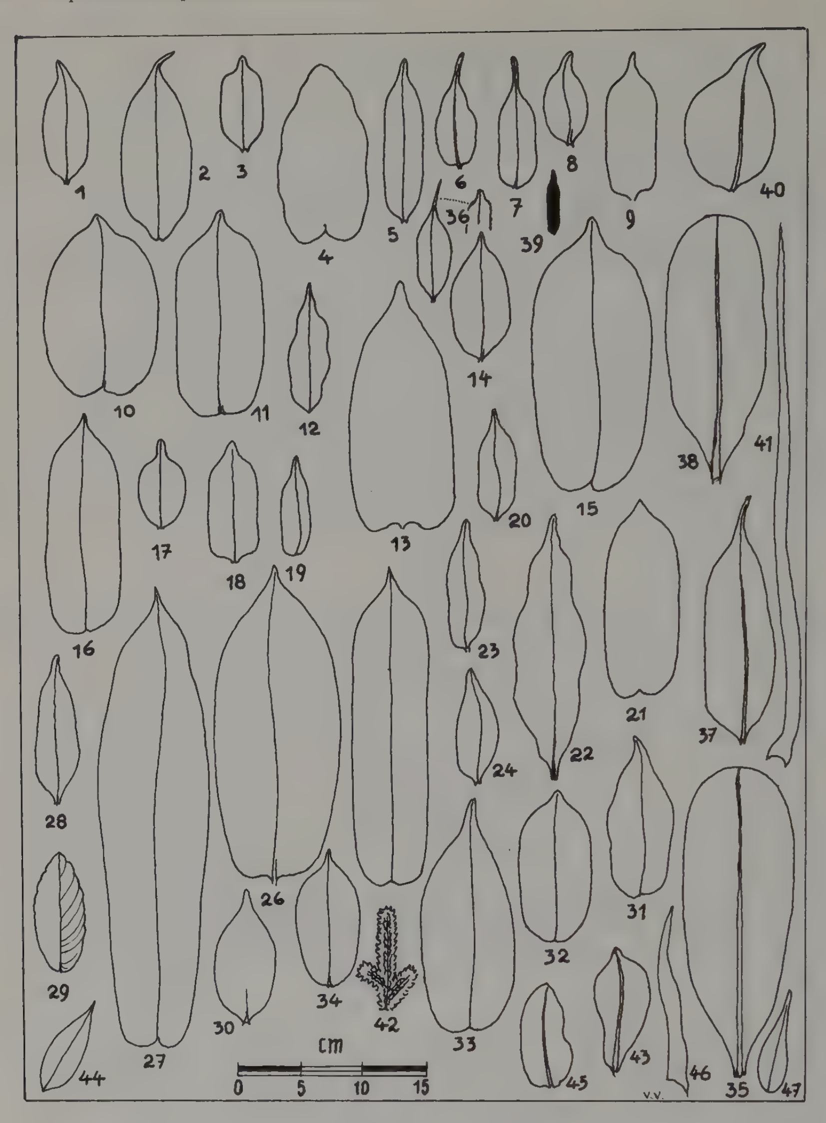
67). Häufig entstehen sie aus zunächst flach verlaufenden runden Wurzeln, die erst nachträglich durch unregelmäßiges Dickenwachstum zu flachen Pilastern werden. In den Buchten zwischen den Brettwurzeln fehlt jeder Unterwuchs. Die Sämlinge der Bäume bilden streckenweise geschlossene Rasen. Stauden, Sträucher, Hochkräuter und grasartige Gewächse fehlen fast völlig. Eine Ausnahme bildet eine Cyperacee *(Kobresia* spec.). Rotang und Bambus waren nur an den Waldrändern üppig entwickelt. Die auffallendste Art des Unterwuchses ist eine nicht bestimmte *Pandanus*-Art (Nr. 41; Abb. 74, 5), die ihre ausladenden schrägen Rohrsprosse durch senkrechte Adventivwurzeln abstützt und ihre Blattschöpfe meist in Mannshöhe ausbreitet. Schwierig ist der geringe Anteil der Lianen zu erklären. Wahrscheinlich wird beim Fall eines Altbaums die entstehende Lücke so rasch durch die allgegenwärtigen Sämlinge der Bäume geschlossen, daß die Lianen bei den Ausscheidungskämpfen um Licht und Höhe zu kurz kommen.

Bei der in Borneo leider noch immer üblichen Waldvergiftung vom Flugzeug aus werden, um das Fällen der Hauptstämme zu erleichtern, alle Bäume abgetötet. Die entlaubten Stämme fallen oder werden von Lianen überwuchert. Auch der ganze Waldboden wird von Lianen in beispielloser Art überwuchert, so daß für Jahrzehnte eine Restauration der Waldvegetation verhindert wird. Im unberührten Urwald sind dagegen die Lianen wenig konkurrenzfähig.

Wie in der Verarmung der Lebensformen, spiegelt sich auch in der der Blattkategorien eine ökologisch gestraffte Pflanzengemeinschaft. Auch wenn wir diese Straffung noch nicht kausal völlig durchschauen, sie ist vorhanden und drängt sich unter anderem auch durch die geringe Diversität der Blattformen auf. Das Normalblatt (46%) und die mesophylle Größenklasse (77%) dominieren, wie Abb. 75 und 76 sowie Tab. 4 zeigen. Es sind 47 der im ganzen 85 untersuchten Blattypen dargestellt. Eine Einheitlichkeit kommt vor allem dadurch zustande, daß 33 der gewählten und häufigsten Blätter verschiedenen Gattungen und Arten ein und derselben Familie angehören, den *Dipterocarpaceae.* Aber auch *Euphorbiaceae, Olacaceae, Burseraceae* u. a. m. konvergieren der Blattform nach mit der der vorherrschenden Familie. Das für Regenwälder typische, gestreckte Blatt erreicht 38%. Zehn Blattkategorien fehlen. Ebenso fehlen stark gezähnte oder gekerbte Blätter fast ganz (2%). Es ist bezeichnend, daß RICHARDS (1952) in seinem 130 km westlicher gelegenen Dipterocarpaceenwald genau dieselben Blattkategorien

---

Abb. 74. Regenwald vom Mt. Silam (112 m), Borneo; Bisekt. Die wichtigsten Arten (nach der Angabe der Familie, Nr. der Art in der Blattanalyse, Abb. 75; D. = Dipterocarpaceae). 1. *Borneodendron enigmaticum* (Euphorbiaceae) Nr. 43, 2. *Calamus* sec. (Palmae) Nr. 46 – „Rotang", 3. *Shorea kunstleri* (D.), 4. *Eugenia tawanensis* (Myrtaceae) Nr. 37, 5. *Pandanus* spec. (Pandanaceae) Nr. 41, 6. *Shorea multiflora* (D.) Nr. 17, 7. Baum-Jungwuchs, 8. Magnoliaceae gen., 9. *Diospyros* spec. (Ebenaceae), 10. *Vatica mangachapoi* (D.) Nr. 24, 11. *Melanorrhoea inappendiculata* (Anacardiaceae), 12. *Shorea beccariana* (D.) Nr. 14, 13. Lianen (nicht bestimmt), 14. *Shorea atrinervosa* (D.) Nr. 13, 15. *Linociera philippinensis (Oleaceae), 16. Garchinia* spec. (Guttiferae), 17. *Gyronniera subaequalis* (Ulmaceae), 18. *Eugenia caudatilimba* (Myrtaceae) Nr. 47, 19. *Podocarpus teysmannianus* (Podocarpaceae) Nr. 39, 20. *Hopea nutans* (D.) Nr. 30, 21. *Parishia* spec. (Anacardiaceae), 22. *Calophyllum* spec. (Guttiferae) Nr. 35, 23. *Lithocarpus* spec. (Fagaceae) Nr. 38, 24. *Anisophyllea* spec. (Rhizocarpaceae) Nr. 42, 25. *Schizaea dichotoma* (Schizaeaceae), 26. *Alanthospermum* spec. (Linaceae) Nr. 36, 27. Euphorbiaceae gen.



(Abb. 76) fand, wie ich sie am Mt. Silam feststellte. Die Ausnahme (Nr. 29) entsteht dadurch, daß die Seitennerven dem Rand zu bogig auslaufen. Nur 5 der 47 gezeichneten (und 16 der 147 untersuchten) Blätter haben Träufelspitzen (11%). Daß die idiomorph aus der Art fallenden Gymnospermen- und monokotylen Blät-

Abb. 75. Blattanalysen von Regenwaldbäumen (Mt. Silam und Forstreservat Sepilok). (D. = Dipterocarpaceae). 1. *Canarium* spec. (Burseraceae), 2. *Anisoptera costata* (D.), 3. *Cotylelobium melanoxylon* (D.), 4. *Dipterocarpus applanatus* (D.), 5. *Dryobalanops lanceolata* (D.), 6. *Hopea beccariana* (D.), 7. *Hopea ferruginea* (D.), 8. *Hopea nervosa* (D.), 9. *Shorea acuminatissima* (D.), 10. *Shorea agami* (D.), 11. *Shorea almon* (D.), 12. *Shorea argentifolia* (D.), 13. *Shorea atrinervosa* (D.), 14. *Shorea gibbosa* (D.), 15. *Shorea beccariana* (D.), 16. *Shorea macroptera* (D.), 17. *Shorea multiflora* (D.), 18. *Shorea pauciflora* (D.), 19. *Shorea* cf. *phenulosa* (D.), 20. *Shorea superba* (D.), 21. *Shorea smithiana* (D.), 22. *Vatica albiramos* (D.), 23. *Vatica micrantha* (D.), 24. *Vatica mangachapoi* (D.), 25. *Vatica oblongifolia* (D.), 26. *Vatica pauana* (D.), 27. *Vatica sarawakensis* (D.), 28. *Hopea semicuneata* (D.), 29. *Shorea guiso* (D.), 30. *Hopea nutans* (D.), 31. *Shorea leptoclados* (D.), 32. *Shorea kunstleri* (D.), 33. *Parashorea tomentella* (D.), 34. *Parashorea* spec. (D.), 35. *Calophyllum* spec. (Guttiferae), 36. *Allanthospermum* (gen. n.) (Linaceae), 37. *Eugena tawanensis* (Myrtaceae), 38. *Lithocarpus* spec. (Fagaceae), 39. *Podocarpus theysmannianus* (Podocarpaceae), 40. *Pterospermum* spec. (Sterculiaceae), 41. *Pandanus* spec. (Pandanaceae), 42. *Anisophyllea* spec. (Rhizocarpaceae), 43. *Borneodendron enigmaticum* (Euphorbiaceae), 45. *Anacolosa* spec. (Olaceaceae), 46. *Calamus* spec. (Palmae), 47. *Eugenia caudatilimba* (Myrtaceae).

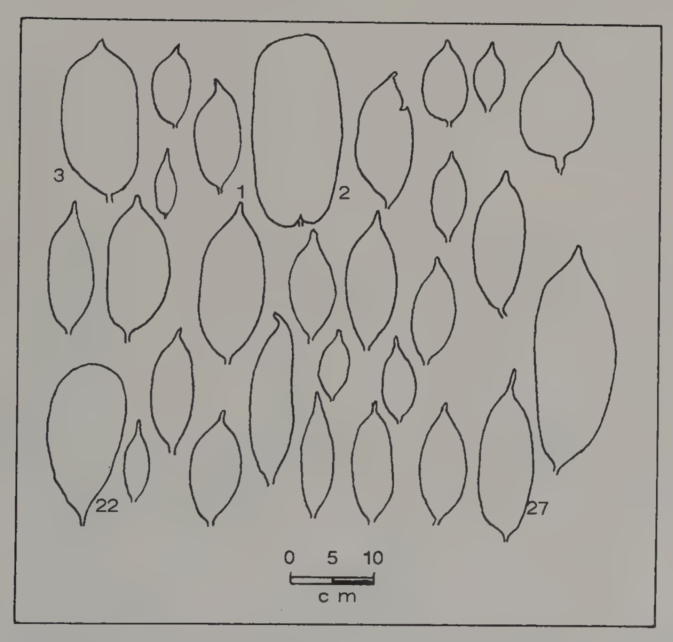


Abb. 76. Blattformen des Dipterocarpaceen-Urwaldes am Mt. Dulit, Borneo. Es sind die Formen der Blätter aller drei Baumschichten gegeben. 1. der häufigste Typ, 2. das größte Blatt der Baumhöhenschicht von über 26 m, 3. das größte Blatt zwischen 13 und 26 m, 22. Ausnahme: Abgerundetes und 27. Träufelspitzenblatt eines Baumes der Unterholzschicht (unter 13 m). Nach Richards 1952, umgezeichnet.

Tab. 4. Blattkategorien von 147 Arten des Regenwaldes vom Mount Silam, Borneo

Nr.	Kategorien	%
	Größen:	
2	makrophyll	15
3	mesophyll	77
4	mikrophyll	8
8	Rand (gez. od. gek.)	– a)
9	Träufelspitze	11
	Formen:	
10	Normalblatt	46
11	Regenwaldblatt	34
12	Langblatt	9
13	Grasblatt	2
16	Vollflächenblatt	8
19	Sonderform	(1)
	sylleptisches Blatt	1
	Diversitätskennzahl 1470	

a) 2% sind gezähnt, da erst über 10% statistisch mitzählend hier = 0 (s. Seite 85).

ter sich dem dominierenden Blattyp nicht angleichen, ist zu erwarten. Eine merkwürdige Ausnahme dagegen bildet *Anisophyllea* (Nr. 42), die zu den *Rhizocarpaceae* gehört, einer Familie, derem genetischen Code die Möglichkeit einer Entwicklung des typischen Blattes des Borneowaldes durchaus offen stünde. Das an ein kleines Tannenbäumchen erinnernde Gewächs besitzt jedoch dicht aneinanderschließende, dimorphe Blättchen, die gemeinsam eine sylleptische Blattform (s. Seite 79) bilden. Das *Anisophyllea*-Blatt ist zugleich auch das einzige in der Klasse der Sonderformen: Besondere Drüsenblätter, Blauglanz, panaschierte Blätter, extraflorale Nektarien und im Umriß ausgefallene Formen wird man im Borneowald vergeblich suchen: Man vermißt das freie Formenspiel der Adiáphora. Überall dominiert das nahezu normal gestaltete oder etwas langgestreckte Blatt.

Zu den 147 Arten des Borneowaldes kommen demnach nur 10 Blattkategorien (Tab. 4). Der Diversitätsindex, bezogen auf die 36 Probeflächen, ist somit 1470. Der Abstand dieser Zahl von der entsprechenden Kennzahl des Optimalwaldes ist beträchtlich, und dies – obwohl der Mischungsgrad des Borneowaldes dem des Optimalwaldes nahe kommt!

Es bedarf jedoch nur geringer Änderungen der ökologischen Parameter – etwa Hanglange oder gelegentliche Trockenperioden –, um Regenwälder hervorzubringen, die eine etwas weiter gespannte Diversität zeigen.

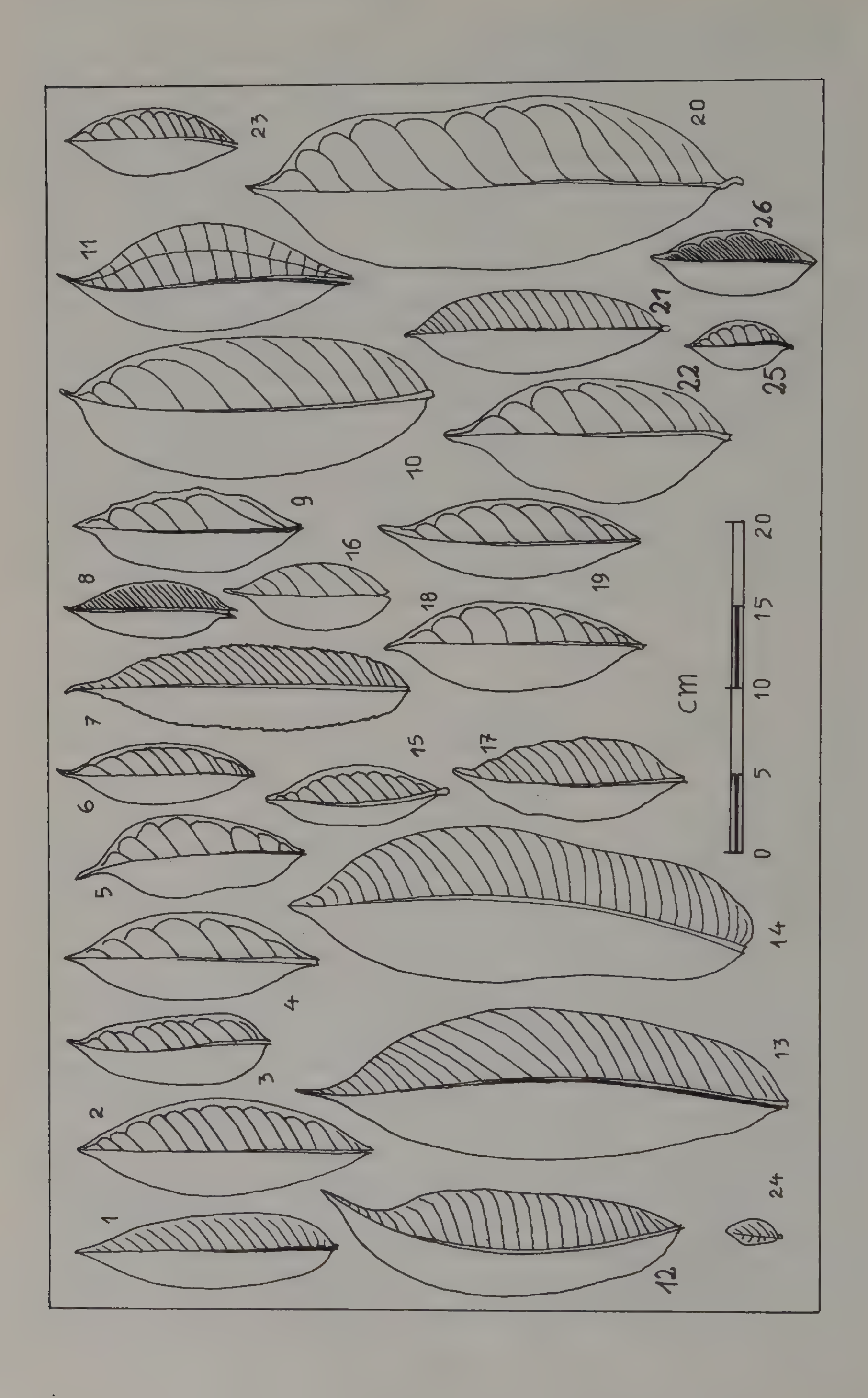
Ein Regenwald aus Costa Rica

Eine aufschlußreiche Blattanalyse eines mittelamerikanischen Regenwaldes gibt Tosaico (1959). Der untersuchte Bestand liegt 100 m über dem Meere im Gebiet von Sarapiquí (Zentral-Costa Rica). Die klimatischen Voraussetzungen dieses Regenwaldes sind die Jahresmittel der Temperatur: 25,5 °C und Niederschlag: 4500 mm. Die Artenzahl wird von Tosaico auf 100 angesetzt. Nach meinen Erfahrungen in Mittelamerika (Panama, Honduras) ist solche relative Artenarmut auf der Landbrücke zwischen Nord- und Südamerika nicht selten. Dagegen ist die Einförmigkeit der Blattypen eher unerwartet. Abb. 77 zeigt 26 der von Tosaico abgebildeten Blattformen, und zwar von Arten, die 26 *verschiedenen* Familien angehören: Auch wenn das Nervennetz verschiedenen Mustern folgt, führen konvergente Tendenzen zu immer wieder ähnlichen Blattumrissen; meist zum Normalblatt und Regenwaldblatt (83%) von der Größenordnung der Mesophyllen (62%). Gezähnte Blätter (Tab. 5) sind häufiger und Träufelspitzen ähnlich wie in dem so viel artenreicheren Borneowald zu 11% vorhanden. Ähnlich wie beim Borneowald ist auch hier die Zahl der Blattkategorien (11) verhältnismäßig niedrig; der Diversitätskoeffizient also 1100. Möglicherweise hängt diese relativ niedrige Kennzahl damit zusammen, daß der Borneowald viel längere Zeiträume zu seiner Entwicklung nutzen konnte, als die erst in jüngster geologischer Vergangenheit aus dem Meer aufgetauchte Landbrücke Mittelamerikas. Außerdem liegt der Borneowald im Zentrum eines großen Regenwaldgebietes, während der Regenwald von Costa Rica in Bezug zur gewaltigen Hylaea marginale Lage hat.

Tab. 5. Blattkategorien von 100 Arten des Regenwaldes von Costa Rica (nach Tosaiko 1959)

Nr.	Kategorien	%
	Größen:	
1	megaphyll	6
2	makrophyll	30
3	mesophyll	62
4	mikrophyll	2
8	Rand (gez. od. gekerbt)	17
9	Träufelspitze	11
	Formen:	
10	Normalblatt	68
11	Regenwaldblatt	15
12	Langblatt	2
16	Vollflächenblatt	14
17	Teilflächenblatt	1

Diversitätskennzahl: 1100


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
0
5
10
15
20
cm

Ein Regenwald aus Australien

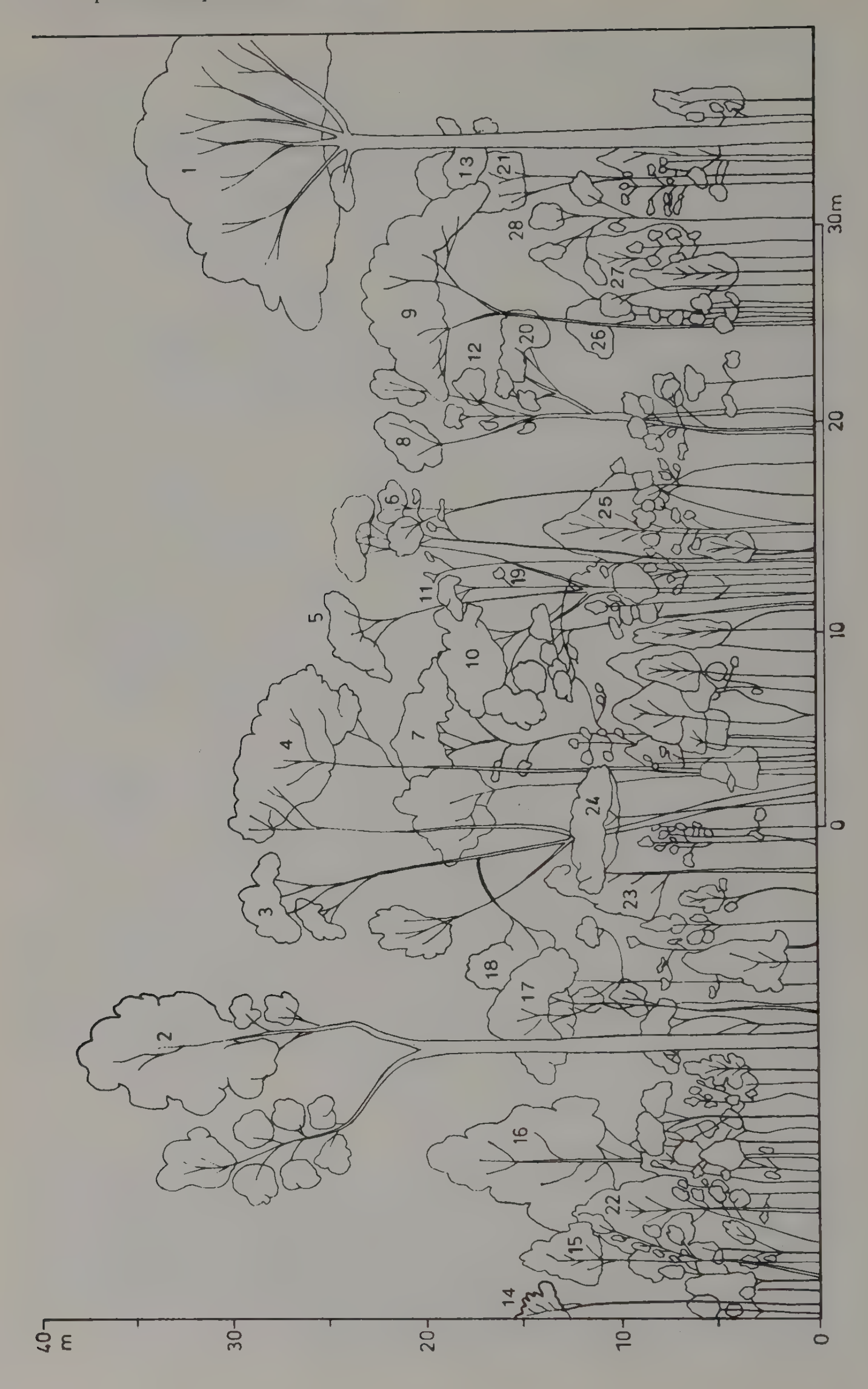
Australien hat im äußersten Nordosten Anteil an dem riesigen, vorwiegend südasiatischen Regenwaldgebiet. Hier sind große Bestände so gründlich bearbeitet, daß sie Walter (1975) als beispielgebend zitiert. E. Volck (nach Walter 1973) und seine Helfer brauchten ein Jahr für die Feldarbeit, ein weiteres für die floristische Analyse, während die statistische Bewältigung des erkenntnisbergenden Rohstoffes von Computern in wenigen Minuten geschafft war. Fehlte im Costa-Rica-Wald die Information über die Waldstruktur, so fehlt hier die Analyse der Blattkategorien. Aber auch so ist Information genug vorhanden, um unser Regenwaldkonzept auszubauen:

Volck zählt in den 18 Bestandsaufnahmen 818 Arten, darunter 269 Arten der Lebensform „Baum". Die Komputation ergab, daß Regenwälder von sechsfach abgewandelter Floristik betroffen wurden. Da alle bisher bekannten Blattanalysen von Regenwäldern immer um 11 Blattkategorien aufwiesen, dürfte der Diversitätsgrad durch die Kennzahl C_d um 9000 herum anzunehmen sein.

Diese Vermutung gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn man den Aufbau dieses Waldes an Hand des halbschematischen Bisektes (Abb. 78) gleichsam nachvollzieht: Der Diversitätsgrad ist hier an der Vielgestaltigkeit der Kronenformen abzulesen. Nicht nur der mächtige Überständer (Nr. 1, *Araucariaceae)* besitzt eine Schirmkrone, sondern auch die Lauracee (Nr. 24) vermag – noch im Ausscheidungskampf verstrickt – die Schirmform durchzusetzen. Auch zwei Exemplare einer Rutacee *(Flindersia pimenteliana,* Nr. 4 und 9) besitzen diese Kronenform, während die meisten übrigen Exemplare derselben Art (Nr. 3, 5, 6 und 8) ihre Krone in isoliert geballten Teilkronen ausbreiten. Selbst bei dem in der obersten Waldschicht freigewordenen Exemplar derselben Gattung (Nr. 2, *Flindersia succirubrum)* bleibt diese Kronenform erhalten. Mehrere systematisch weit auseinanderliegende Arten (z.B. Nr. 15, 22, 23, 25) entwickeln dagegen bereits in der unteren Kronenschicht kompakte Laubmassen. So kommt hier zum floristischen Reichtum der Reichtum an tolerierten Kronenformen, der den Mannigfaltigkeitsgrad des viel einseitigeren Borneowaldes bei weitem übertrifft und unsere für einen Regenwald recht hoch gegriffene Diversitätsannahme stützt.

Die Überschrift „*ein* Regenwald von . . ." müßte noch oft in gleicher Form eingerückt werden, um immer wieder die Vielfalt und Individualität der Bestände zu belegen und zugleich den Begriff „Regenwald" als Sammelbegriff weiten Ranges herauszustellen. Dazu kommt, daß auch der weit gefaßte Regenwaldbegriff gegen die nächstverwandten Waldtypen hin immer noch verschwimmende Grenzen hat. Zwischen ihm und den dem Jahreszeitenrhythmus verfallenden Monsun- und Passatwäldern sind jene „Fast-Regenwälder" *(Nothopluviisilvae,* Vareschi 1966)

Abb. 77. Regenwald von Costa Rica: Blattypen von 26 verschiedenen Pflanzenfamilien mit konvergenter Form (nach Tosaico 1959). 1. *Anonaceae*, 2. *Bombacaceae*, 3. *Burseraceae*, 4. *Capparidaceae*, 5. *Caricaceae*, 6. *Chrysobalanaceae*, 7. *Flacourtiaceae*, 8. *Guttiferae*, 9. *Lacistemaceae*, 10. *Lauraceae*, 11. *Melastomaceae*, 12. *Meliaceae*, 13. *Moraceae*, 14. *Myristicaceae*, 15. *Myrtaceae*, 16. *Papilionaceae*, 17. *Quiiniaceae*, 18. *Rubiaceae*, 19. *Sapotaceae*, 20. *Solanaceae* (?), 21. *Tiliaceae*, 22. *Borraginaceae*, 23. *Zanthophyllaceae*, 24. *Mimosaceae*, 25. *Violaceae*, 26. Caesalpiniaceae. (Die Gattungen und Arten siehe Tosaico, l.c.).



40 m
30
20
10
0
0
10
20
30m
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28

„Pseudoregenwälder" oder „Saisonregenwälder" (STOCKER Manuskr.) einzuordnen, um die man schon deshalb nicht herumkommt, weil sie in vielen tropischen Ländern mehr Raum einnehmen als die eigentlichen Regenwälder.

2.2.4 Das Problem der Saisonregenwälder

Kann ein Wald, der alljährlich einen Monat Trockenzeit durchzustehen hat, noch als Regenwald bezeichnet werden? Oder soll man die Grenze bei zwei oder gar drei Monaten Trockenzeit ziehen? Wohin rechnet man Wälder, die in manchen Jahren keine, in anderen längere Trockenzeiten erfahren? Hier eine Grenze festzulegen, die auf Klimafaktoren beruht, wird immer ein Akt der Willkür sein. Das physiognomische Verfahren, das nicht von den Umweltfaktoren, sondern von der Vegetation selbst ausgeht, zeigt auch hier den Ausweg: Echter tropischer Regenwald ist in seinen Lebenserscheinungen nicht an die jeweilige Jahreszeit gebunden. Laubfall, Blüh- und Fruchtzeit, Keimung, Laubausschlag und Wachstum erfolgen nach individuellen Rhythmen.

Der echte trockenkahle Wald dagegen ist vom jährlichen Wechsel des Sonnenstandes, dem Wärmeumsatz zwischen Meer und Land und den vorherrschenden Winden bestimmt. Wälder, in denen nicht nur das Grün der Baumkronen, sondern auch das der Stauden und Kräuter während der Trockenzeit verschwindet, sind gegen die Wendekreise hin häufiger anzutreffen, als in Äquatornähe. Jedoch ist auch hier der Extremfall seltener als der Übergang: Wälder, die ihr Laub zur Trockenzeit nur zum Teil verlieren, sind besonders dort landweit verbreitet, wo jahreszeitlich gebundene Winde – die Monsune in Südasien und Australien, die Passatwinde in Amerika und Afrika – besondere Wetterlagen schaffen. Die Präzision des alljährlichen Wechsels der Sonnenstände kann nicht verhindern, daß den von ihnen abhängigen saisongebundenen Winden ein gewisser Spielraum freibleibt. So richten sich auch die Wälder in ihren phänologischen Erscheinungen nicht nach der Sonne, sondern nach den um einen Mittelwert spielenden Wetterlagen. Es darf daher als eine glückliche Wahl bezeichnet werden, wenn solche fluktuierend von wetterwendischen Winden beeinflußte Wälder als Monsun- und Passatwälder bezeichnet werden. Allerdings muß man im Auge behalten, daß die asiatischen Monsun- und die neuweltlichen Passatwälder geographische Varianten einer ökologisch bedingten Waldform sind.

Zwischen diesen Monsun- und Passatwäldern einerseits und den echten Regenwäldern andererseits gruppieren sich nun jene Übergangstypen, die durch hohe Niederschlagsmengen und unsicher begrenzte Trockenperioden bedingt sind und deshalb schwach saisongebundene Erscheinungen zeigen: Ein und derselbe Baum behält da während einer gemilderten Trockenzeit sein Laub, während er es in der

---

Abb. 78. Halbschematisches Regenwald-Profil, State Forest Reserve, 99W, bei Atherton, NE-Australien (nach E. VOLLCK aus WALTER 1975). Größere Bäume: 1. *Agathis palmerstoni*, 2. *Flindersia succirubrum*, 3, 5, 6, 8, 9. *F. pimenteliana*, 4, 16. *Cardwellia sublimis*, 7. *Cryptocarya angulata*, 10, 26. *C. hypospodia*, 11. *Elaeocarpus foreolatus*, 12. *Flindersia braykyana*, 13, 17. *Acronychia acidula*, 14. *Flindersia bourjotiana*, 15, 22. *Cerapetalum succirubrum*, 18, 23. *Alphitonia whitei*, 19. *Darlingia spectatissima*, 20. *Halfordia scleroxyla*, 21. *Cinnamomum laubalii*, 24. *Neolitsea dealbata*, 25. *Opitheolepis heterophylla*, 28. *Elaeocarpus* spec. nov.

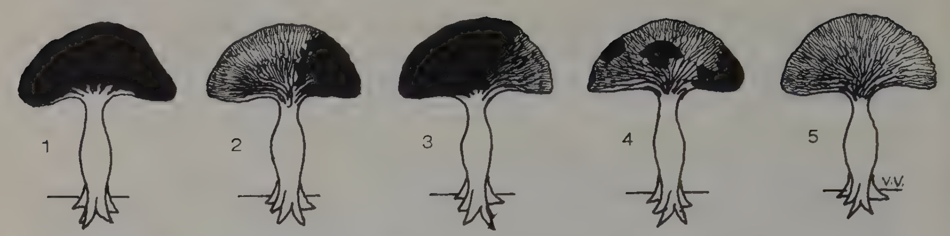


Abb. 79. Totaler und astweiser Laubwechsel eines bestimmten Kapokbaums (*Ceiba pentandra*) am unteren Orinoco (Barrancas): 1. Nach einer normalen Regenzeit, September 1971; 2. Am Ende der Trockenzeit des Jahres 1973; 3. Am Anfang der Trockenzeit desselben Jahres, Dezember; 4. Am Ende der Regenzeit, 1953 nach einer langandauernden Überschwemmung (O_2-Mangel im Boden?); 5. Nach der extrem harten Trockenzeit 1968, April.

folgenden schon frühzeitig abwirft. Sehr häufig erfolgt der Laubwechsel nur astweise, wie etwa bei *Ceiba pentandra (Bombacaceae)* (Abb. 79) oft zu beobachten ist. Auch kommt ein schichtweise abgestimmter Laubwechsel vor: Die Baumschicht verliert in so einem Falle fast alles Laub, während die Gebüsch- oder Feldschicht grün bleibt; auch das Umgekehrte kommt – wenn auch seltener – vor. Manchmal kann der individuelle Rhythmus mehrere Jahre (bis zu 11) umfassen, seine endliche Realisierung, „wenn die Zeit reif ist", erfolgt aber dann in Einklang mit der Jahreszeit. Es ist also wiederum eine glückliche Wahl, wenn STOCKER (Manuskr.) die an sich widersprüchliche Benennung „Saisonregenwälder" vorschlägt:

Saisonregenwälder sind jene feucht-heißen Tieflandswälder der Tropen, die eine schwache und (oder) wechselnde Tendenz zu jahreszeitlichen Reaktionen zeigen.

Die Abgrenzung dieser Saisonregenwälder gegen die Monsun- und Passatwälder bleibt natürlich fließend. Wo der Akt einer solchen Abgrenzung nicht zu umgehen ist, würde ich als Grenzwert einen Prozentsatz von 10% saisongebunden

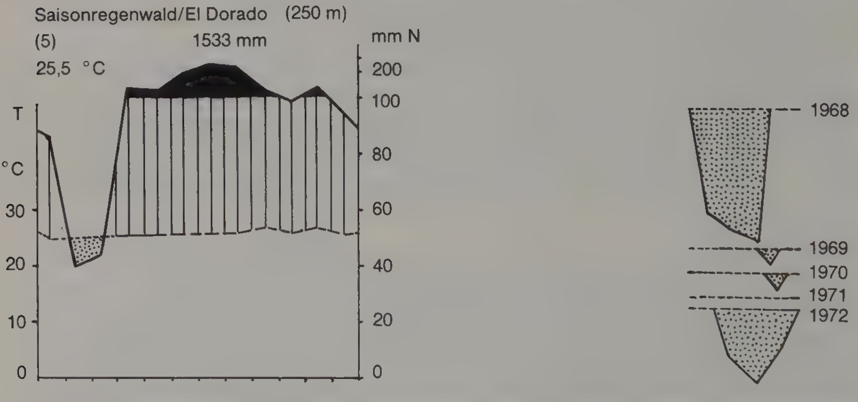


Abb. 80. Klimadiagramm des Saison-Regenwaldes von El Dorado (unten: Trockenzeiten-Schema der Klimatogramme von 1968–1972 desselben Ortes).

laubabwerfender Bäume vorschlagen. Was darunter liegt, könnte zum Saisonregenwald gerechnet werden. 10–80% dieser Bäume würde auf Zugehörigkeit zu den Monsun- oder Passatwäldern deuten, 80–100% würde auf echte trockenkahle Wälder schließen lassen. Diese scheinbar willkürlichen Vorschläge rechtfertigen sich in etwa durch die zusätzlichen Charakteristika dieser Waldtypen, wie sich bei ihrer genaueren Analyse herausstellen wird. Als Beispiel eines tropischen Saisonregenwaldes ein Bestand nahe El Dorado in der venezolanischen Guayana!

Ein Saisonregenwald bei „El Dorado"

Die „Gran Sabana" im äußersten Südosten von Venezuela reicht vom Dorf El Dorado (6° 30′ n. Br.) bis zur brasilianischen Grenze (4° 30′ n. Br.). Der Name der Landschaft ist irreführend: Obwohl längs der großen Nord-Süd-Straße, die das Gebiet durchzieht, riesige Savannenstrecken durchmessen werden, sind flächenmäßig die Wälder auch heute noch überwiegend, wenn man die Zone als Ganzes überblickt. Diese Wälder sind in pflanzengeographischen Werken bald als Regen-, bald als laubabwerfende Passatwälder bezeichnet. Bei der Feldarbeit und beim Studium der Umweltfaktoren stellte es sich heraus, daß diese Wälder den als Saisonregenwald bestimmten Typ sehr genau repräsentieren.

Nach der Niederschlagskarte (Serv. Meteor. Minist. Defensa) hat der hier als Beispiel angeführte Bestand einen Jahresniederschlag von 1900 mm und ein Temperaturmittel von 25,5 °C. Diese Daten und die geringe Meereshöhe (250 m) lassen einen Regenwald erwarten. Das Klimadiagramm (Abb. 80 oben: jährlicher Durchschnitt) bezieht sich auf die Station El Dorado, die etwas nördlicher liegt und weniger Niederschlag aufweist. Es zeigt aber deutlich eine Trockenzeit von etwa einem Monat an, die auch für den untersuchten Waldbestand zutrifft. Damit ist ein extremer Regenwald schon nicht mehr möglich. Dazu kommt noch, daß diese regenfreie Periode bei der Aufgliederung nach einzelnen Jahren stark variiert (Fig. 80 unten): Langandauernde und rigorose Trockenzeiten (1968, 1970) wechseln mit kurzen und verspätet eintretenden Trockenzeiten ab (1969, 1970). Im Jahre 1971 fiel die gefährliche Dürrezeit überhaupt aus. Für die Vegetation bedeutet dieses fluktuierende Jahresklima einen gewissen Abstand vom Optimum der Bedingungen. Dies um so mehr, als hier der Boden wenig geeignet ist, als ausgleichendes System zu fungieren: Er ist tiefgründig, nährstoffarm, etwas lateritisch und hat wenig wasserhaltende Kraft.

Erstaunlicherweise macht der Wald zunächst trotz allem einen fast üppigen Eindruck – so lange jedenfalls, als er ungestörter Urwald bleibt. Schon geringe und stellenweise auftretende Eingriffe des Menschen lassen jedoch seine Hinfälligkeit offen hervortreten. Die dürftige Savanne, die ihn dann ersetzt, läßt keine Regeneration des Waldes mehr zu. Auch ergibt die Vegetations-, Struktur- und Diversitätsanalyse, daß der Eindruck der Üppigkeit auf oberflächlicher Beobachtung beruht.

Für tropische Maßstäbe ist das Minimiareal des Bestandes relativ begrenzt: Schon bei 1500 m² sind über 95% der auftretenden Arten erfaßt. Diesem Minimiareal entsprechen 94 Arten, darunter 56 Baumarten. Gegenüber diesem geringen Diversitätsgrad des Artenspiegels (im ganzen 99 Arten) ist der durch die Blattkategorien (Abb. 81) erfaßte recht hoch (16!). Aber nicht nur das, er ist auch ökologisch sehr aufschlußreich (Tab. 6). Alle sechs Größenklassen sind vertreten, zudem 10 weitere Blattkategorien. Auffallend ist, daß das eigentliche Regenwald-

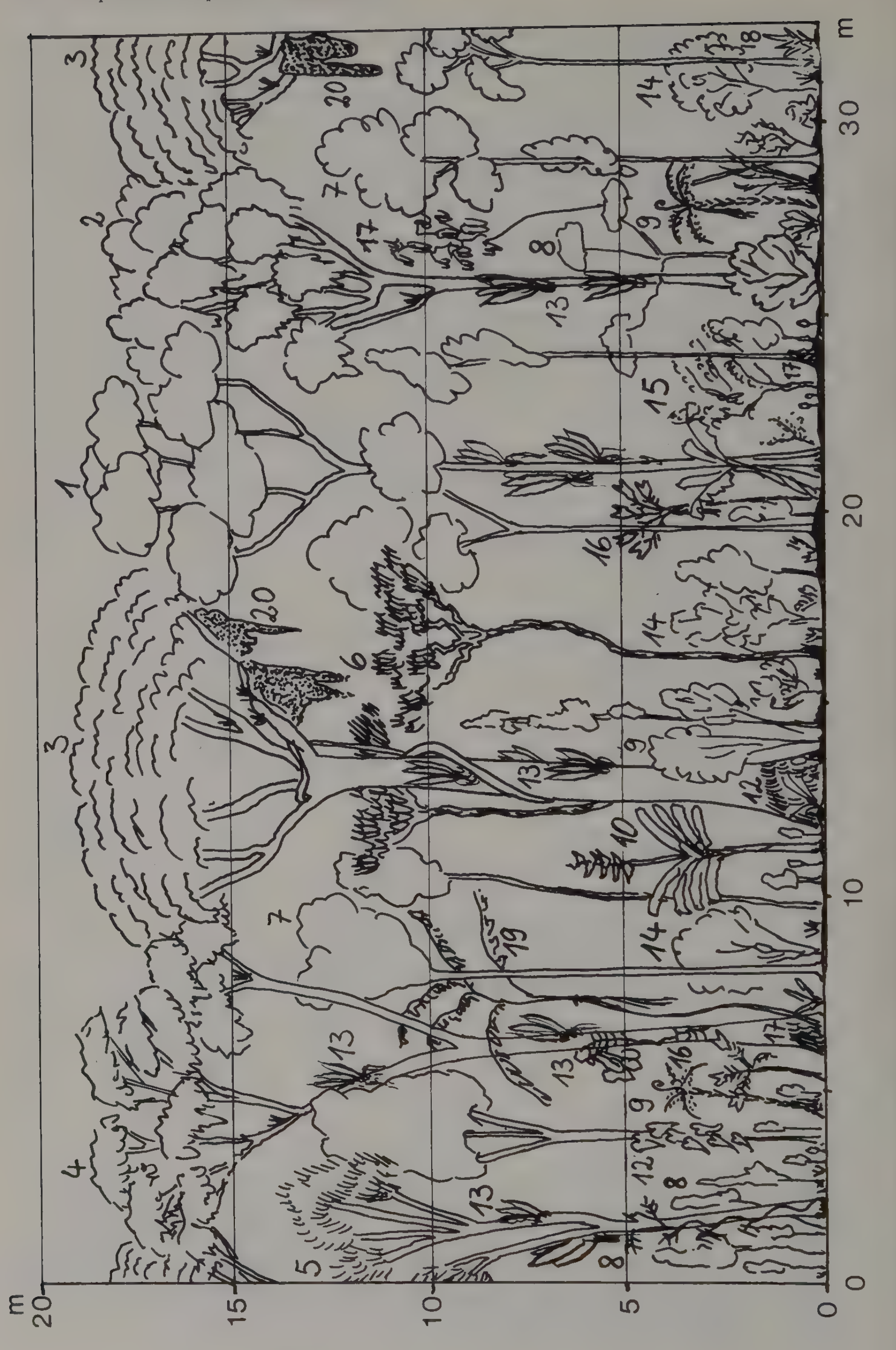

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
cm
0
10
20
30
V.V.

blatt wesentlich seltener auftritt (19%) als in den echten Regenwäldern. Was den Bestand des Saisonregenwaldes jedoch deutlich von allen bisher behandelten Waldtypen abhebt, ist der hohe Anteil an gezähnten oder gekerbten Blättern: 19% gegenüber 2% im Borneo- und 6% im Costa-Rica-Wald! Noch mehr überrascht der hohe Anteil an Träufelspitzen: Die verschiedensten Familien entwickeln dieses Merkmal in derart entschiedener Konvergenz, daß man sie nicht als Zufall abtun kann, vielmehr bestätigt sie nur die Erklärung der Träufelspitzen.

Tab. 6. Blattkategorien von 99 Arten des Saison-Regenwaldes von El Dorado (Venezuela)

Nr.	Kategorien	%
	Größen:	
1	megaphyll	3
2	makrophyll	19
3	mesophyll	59
4	mikrophyll	14
5	nanophyll	3
6	leptophyll	2
8	Rand (gez. od. gekerbt)	19
9	Träufelspitzen	32
	Formen:	
10	Normalblatt	48
11	Regenwaldblatt	19
12	Langblatt	21
13	Grasblatt	2
16	Vollflächenblatt	9
17	Teilflächenblatt	1
19–20	Sonderformen	(2)
	extreme Heterophyllie	+
	extreme Asymmetrie	+
	Diversitätskennzahl: 1584	

Abb. 81. Blattanalyse des Saisonregenwaldes von El Dorado (280 m): Darunter Farne (22, 61, 62), monokotyle Pflanzen (28, 43, 57, 60 und 24 *Ravenala guianensis*); alle übrigen dikotyl. Nr. 18 kommt außer drei- auch fünfteilig und ohne Teilung vor (Sonderform!); die 20 Blätter mit Träufelspitzen verteilen sich auf 9 Familien. Die Blätter der drei Palmenarten sind in der Zeichnung nicht berücksichtigt.


m
0
5
10
15
20
30

Außer durch die eigenartigen Blattformen hebt sich der Bestand auch durch seine Gesamtstruktur von den extremen Regenwäldern deutlich ab. Der Bisekt (Abb. 82) zeigt, daß die Kronenschicht nach oben hin recht flach abschließt – und dies bereits in einer Höhe von unter 20 m. Von „Stufenschluß" (s. Seite 142) und zerrissener Kontur der meisten Tropenwälder ist hier wenig zu sehen. Vom Flugzeug aus wirken diese Saisonregenwälder wie ein geschlossener Moosteppich. Im Aufriß zeigt sich, daß der Wald dreischichtig ist. Das Schichtdiagramm der Abb. 73 zeigt den Aufbau im Vergleich zu dem des Borneowaldes.

Im Unterwuchs fällt im Saisonregenwald vor allem der Reichtum an Lebensformen auf: Neben dem relativ spärlichen Jungwuchs der Bäume gibt es Sträucher (Abb. 82, 14, 15) und Stauden, Hochkräuter, Schattenpalmen (Nr. 16, Geonema) und Baumfarne (Nr. 9). Auf ein nahe dem Boden herrschendes besonderes Mikroklima deuten die Mooshüllen *(Bryopteris fruticulosa, Leucobryaceae* und *Hepaticae)* der älteren Baumbasen hin (Nr. 17). Lianen und Epiphyten sind nur mäßig entwickelt. Allerdings betonen die groß- und meist schmalblättrigen Araceen (Nr. 13), die stockwerkartig die älteren Stämme besiedeln, den Epiphytismus. Nach Artenzahl und Massenwuchs in den Baumkronen selbst ist er jedoch gering einzuschätzen. Auch die Epiphyllen treten gegenüber verwandten Waldtypen zurück.

Der Diversitätsgrad ist trotz der Artenarmut durch die hohe Blattdiversität relativ hoch (99 × 16), also ungefähr 1584.

Saisonregenwälder sind in den ganzen feuchten Tieflandstropen weit verbreitet. Ihre wirkliche Bedeutung kann sich erst herausstellen, wenn sie ihrer Definition nach erfaßt und ihrer Verbreitung nach bestimmt sind. Wo die Trockenzeiten regelmäßiger und für länger als einen Monat auftreten, werden sie überall von den feuchten Passat- und Monsunwaldtypen abgelöst.

2.2.5 Die Passat- und Monsunwälder

Der „Tropenwinter" (span. invierno) Amerikas fällt auf den Kalendersommer. „Invierno" war für die Konquistadoren eben die ungünstige Jahreszeit: Zeit der Gefahr für Gesundheit und Leben, Zeit der Nässe und Überschwemmungen und – schon in geringer Meereshöhe – auch Zeit nächtlicher Kälte. Während das tropische Optimalklima ein Tageszeitenklima ist, schlägt es in den Gebieten der Passatwinde in ein Jahreszeitenklima um. Der lebendige Ausdruck dieses Umschlags ist der Passatwald in den amerikanischen, der Monsunwald in den altweltlichen Tropen.

Wo die Trockenzeit zwei bis fünf Monate lang anhält, sind die Wälder meist aus laubabwerfenden *und* immergrünen Bäumen zusammengesetzt, ja der jahreszeitliche Aspektwechsel greift auch auf Stauden und Kräuter über und ist selbst

---

Abb. 82. Saisonregenwald von El Dorado, venezolanische Guayana; 130 m ü. M. Die wichtigsten Pflanzenfamilien und Lebensformen: 1, 6. Lauraceae, 2, 5, 17. Leguminosae, Papilionaceae, 3. Meliaceae, 4. Bignoniaceae, 7. nicht bestimmt, 8. *Olfersia*, 9. *Cyathea*, 10. *Ravenala guyanensis*, 11. Jungwuchs, 12, 13. *Araceae*; 14. Sträucher (*Piperaceae, Melastomaceae; Rubiaceae*); 15, 19. Rubiaceae, 16. Palmae (Geonema), 17. Moose und Lebermoose an den Stammbasen, 18. Kräuter (Rubiaceae, Farne), 19. *Desmoncus* (Palmae); 20. Lianen (Bignoniaceae, Sapindaceae).

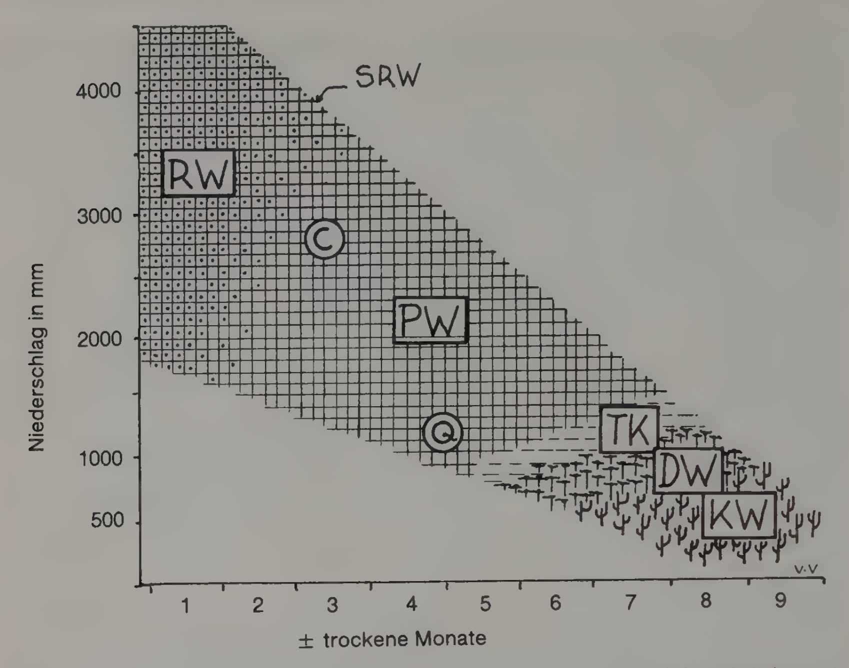


Abb. 83. Einfluß des Zusammenwirkens der Dauer der Trockenzeit und der jährlichen Niederschlagshöhe auf sechs Waldtypen von Venezuela. RW = Regenwald, SRW = Saisonregenwald, PW = Passatwald, TK = Trockenkahler Wald, DW = Dornwald, KW = Kakteenwald, C = Rio-Caura-Wald, Q = Quiriquire-Wald.

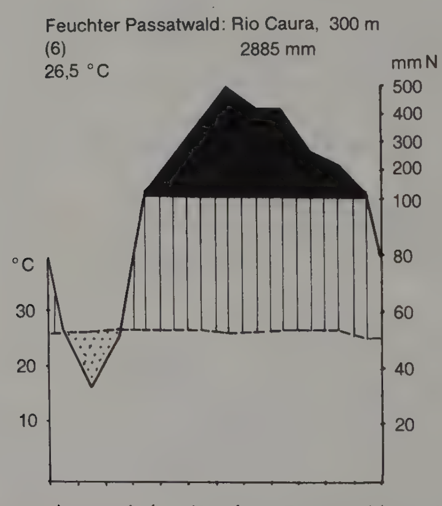


Abb. 84. Klimadiagramm eines typischen Feuchten Passatwaldes (Rio-Caura-Gebiet).

am Zustand der epiphytischen Moose noch ablesbar. Der Anteil an immergrünen Arten nimmt nicht nur mit der Länge der Trockenzeit ab, sondern auch mit der Minderung der Jahresniederschläge. In Abb. 83 sind die Beziehungen zwischen der jährlichen Niederschlagshöhe und der Dauer der Trockenzeit zu den verschiedenen Hauptwaldtypen angedeutet. Wo die Buchstaben der Abkürzungen in dem schematisierten Diagramm stehen, liegt der ökologische Schwerpunkt des betreffenden Typs, während man aus den verschiedenen Flächensignaturen den ökologischen Spielraum dieser Waldtypen und dessen Übergangszonen ablesen kann. Dem breiten Raum, den gerade die Passatwälder im Diagramm einnehmen, entspricht ihr ebenso ausgedehnter geographischer Bereich. Zugleich symbolisiert er die große Variationsbreite von Physiognomie und Diversität dieser Vegetation. Wälder dieser Art werden von der Forschung gerade wegen ihres Übergangscharakters oft vernachlässigt. Auf die Tendenz der Ökologen, extreme Vegetation als



Abb. 85. Blattanalyse des Feuchten Passatwaldes vom Rio Caura (Nebenfluß des Orinoco) ca. 200 m. Die Punkte unter der Nummer deuten Blätter laubabwerfender Bäume an.

Forschungsobjekte zu bevorzugen, wurde bereits hingewiesen. In großen Gebieten Südamerikas, Südasiens und Zentralafrikas sind Übergangstypen häufiger, pflanzengeographisch wichtiger und ökologisch der dort vorherrschenden Faktorenkombination entsprechender als die ausgesprochenen Extremtypen.

Den ganzen Reichtum an Waldformen der Passat- und Monsunwälder der vier an den Tropen beteiligten Kontinente aufzuzeigen, ist im Rahmen dieses Buches nicht möglich. Statt dessen soll durch einen besonders feuchten und einen zweiten besonders trockenen Bestand die Spannweite dieses Waldtyps umrissen werden. Die Lage der beiden Bestände im Koordinatennetz der Abb. 83 ist durch die Buchstaben „C" (Rio-Caura-Wald) und „Q" (Quiriquire-Wald) angedeutet.

Ein Feuchter Passatwald vom Rio Caura

Der Rio Caura ist ein von Süden her in den Orinoco mündender Fluß, dessen Einzugsgebiet von typischen Passatwäldern bedeckt ist. Der Wald ist zu 80% der Arten immergrün. Je nach der Jahreszeit und dem Witterungsablauf fallen die eingestreuten laubwechselnden Bäume manchmal kaum auf, während sie am Ende einer rigorosen Trockenperiode nicht zu übersehen sind.

Wie das Klimadiagramm Abb. 84 zeigt, hebt sich die Regenzeit (Mai bis November) ganz besonders scharf von der Trockenzeit (Dezember bis April) ab. Der vermittelnde gemäßigte Klimacharakter des Übergangs ist in zwei kurze Perioden zusammengedrängt. Möglicherweise hängt der Charakter der Blattformen und der des Lebensformenspektrums mit dieser ambivalenten Anpassungstendenz zusammen: Großflächige, derbe, langlebige Blätter mit ganz verschiedenem Umriß-

Tab. 7. Blattkategorien von 80 Arten des Feuchten Passatwaldes vom Rio Caura (Venezuela)

Nr.	Kategorien	%
	Größen:	
1	megaphyll	4
2	makrophyll	28
3	mesophyll	56
4	mikrophyll	7
5	nanophyll	5
8	Rand (gez. od. gekerbt)	14
9	Träufelspitze	23
	Formen:	
10	Normalblatt	43
11	Regenwaldblatt	27
12	Langblatt	14
16	Vollflächenblatt	14
17	Teilflächenblatt	2

Diversitätskennzahl: 960

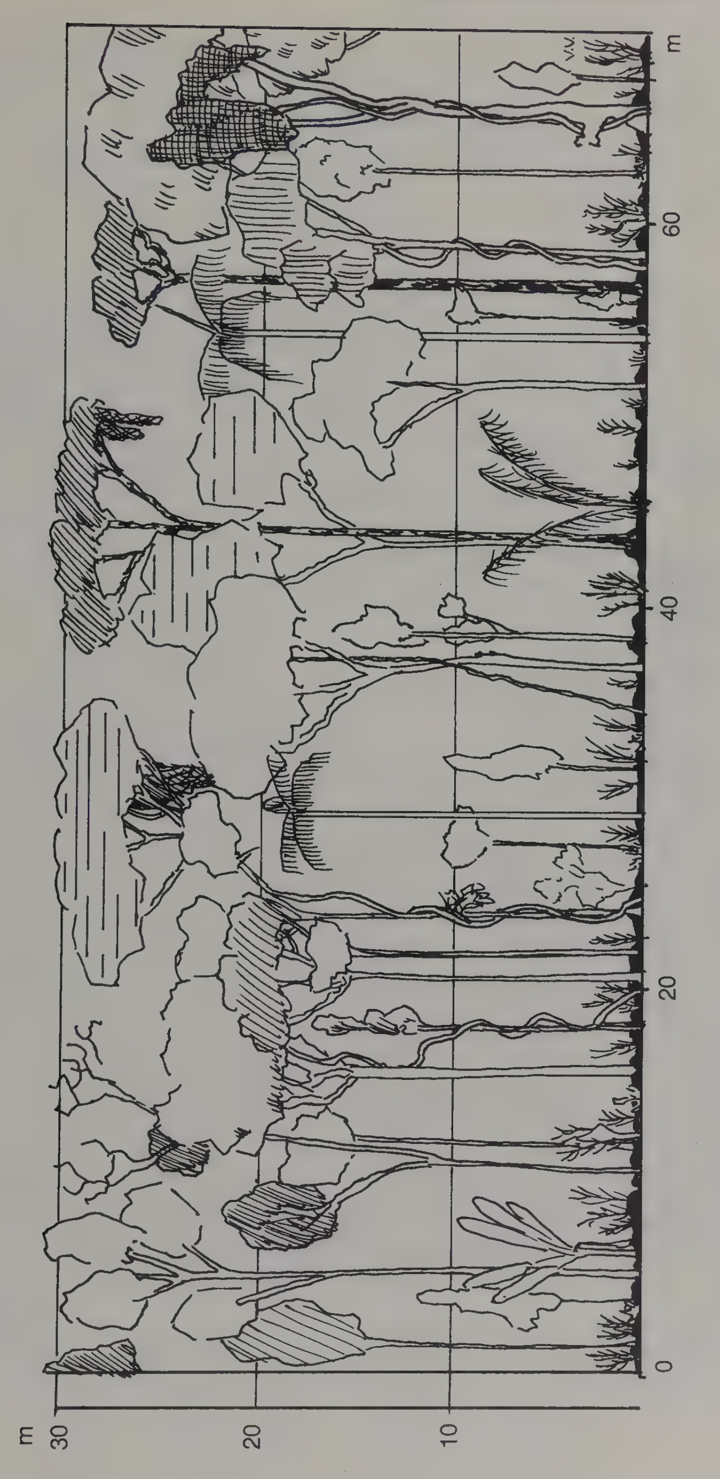


Abb. 86. Bisekt des Feuchten Passatwaldes vom Rio Caura.

bild und glattem Rand belegen den Blattyp, der für lange Regenzeiten bezeichnend ist (Abb. 85). Auch sind immerhin noch 27% der Regenwaldblattform beteiligt. Dagegen erinnern die kleinen Blätter, bzw. Blättchen, die oft gezähnt und dünnkrautig sind und fast alljährlich abgeworfen werden, an trockenere Waldtypen. Die auffallend vielen Träufelspitzen (23%) runden dieses eigenartige Bild als ein typisch ambivalentes ab. Der Wald macht durch diesen Reichtum an Blattformen, aber auch durch den an Lebensformen – es kommen Hochkräuter, Sträucher, Stauden, Kräuter, Lianen, Epi- und Semiepiphyten vor – einen ausgesprochen üppigen Eindruck, und doch ist er – wie die genaue Analyse zeigt – bei weitem nicht optimal! Das Minimiareal liegt bei etwa 1000 m² (Abb. 66B) und die Artenzahl von 80 Kormophyten deutet eine mäßige Diversität an. Die Blattanalysen (Abb. 85) zeigen stark variierende Umrißlinien der Blattspreiten, gehören jedoch nach dem postulierten Schema nur 12 Kategorien an. So ist bei 80 Arten die Diversitätszahl nur 960, die bisher niederste unter den optimumnahen Waldtypen.

Daß es sich dabei nicht um einen zufälligen Einzelbestand handelt, ist dadurch belegt, daß andere, vom Caura weit entfernte Feuchte Passatwälder (z.B. nahe Ikabarú, 400 km südöstlich vom Caura-Wald), ebenfalls viele Träufelspitzen (20%) und ebenfalls reichlich Regenwaldblattformen (14%) zeigen. Auch im Monsunwald Ceylons ergeben sich ganz ähnliche Werte (18% Träufelspitzen und 18% Regenwaldblätter). Man kann sogar ganz allgemein beobachten, daß, *wenn man aus den Gebieten feuchterer Waldtypen gegen den Passat- oder Monsunwald vordringt, die Zahl der Träufelspitzen zunimmt; kommt man aus trockeneren Wald-*

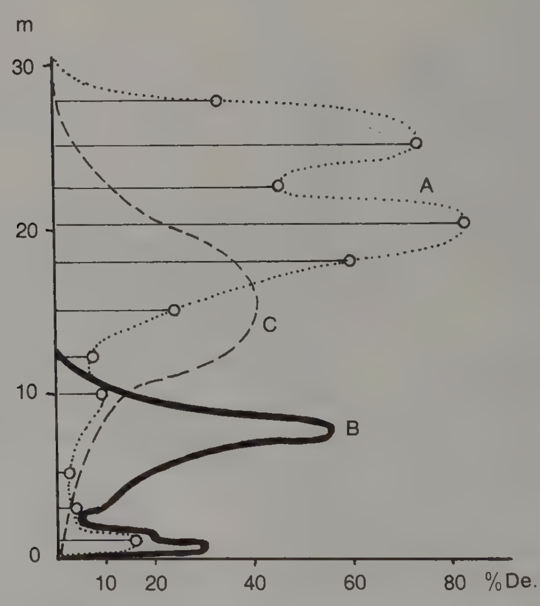


Abb. 87. Vergleich dreier Schichtdiagramme aus dem Passatwaldgebiet von Venezuela. A. Feuchter Passatwald vom Rio Caura (punktiert); B. Trockener Passatwald von Quiriquire (ausgezogen); C. Galeriewald vom Rio Caura (gestrichelt).

typen, nimmt nicht nur wiederum die Zahl der Träufelspitzen, sondern auch die der Regenwaldblätter zu, während gleichzeitig die der gezähnten Blätter abnimmt.

Der typische Feuchte Passatwald ist meist zweischichtig (Bisekt, Abb. 86), jedoch sind die beiden Schichten bei völlig ungestörten Urwäldern einander so nahe gerückt, daß sie beim Blick vom Waldgrund aus nicht leicht zu trennen sind (Abb. 88). Der zwar schematische und „systematisch stumme“ Bisekt und das von demselben Bestand stammende Schichtdiagramm (Abb. 87 A) konnten sehr genau auf-

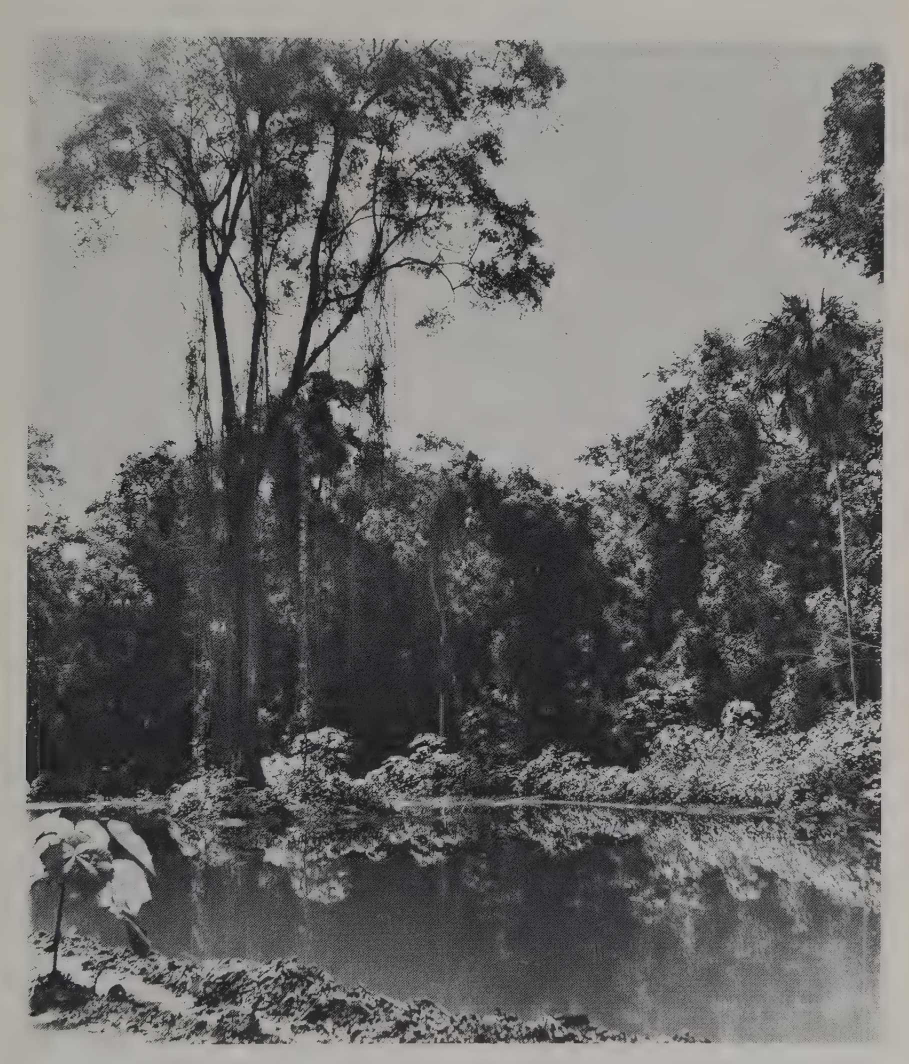


Abb. 88. Feuchter Passatwald vom Rio Caura (Orinocogebiet); der mit Lianen behangene Baum ist nicht höher als die des Hintergrundes; links vorne eine Jungpflanze der Bombacacee *Ochroma lagopus*; gepflanzt!

genommen werden, weil für einen künftigen Weg eine Schneise angelegt wurde, die den senkrechten Waldaufbau freistellte. Da mit der Annäherung an immer trockenere Waldtypen der Schichtaufbau schließlich in eine deutliche Einschichtigkeit der Laubkronen mündet, ist es aufschlußreich, daß an anderen Stellen der Feuchte Passatwald ebenfalls einschichtig wird, während er an stärker geneigten Hängen einen Stufenschluß zeigt, so daß dort die Freilücke zwischen 4 und 18 m Höhe, die unser Bisekt zeigt, fast geschlossen erscheint. Auch dem Bestandesaufbau nach ist also der Feuchte Passatwald ein ambivalenter Übergangstyp.

Während der Boden in Hanglagen schwach lateritisch und ähnlich dem der bereits beschriebenen Wälder ist, kommt es bei ebenen Waldflächen zu einem Kleinrelief aus flachen Gräben und bultenförmigen Hügelchen. Wahrscheinlich ist dieses Relief eine Folge der ersten Regenfälle nach der Trockenzeit, die eine besondere Art von Erosion des Waldbodens einleiten, die sich häufig in tropischen Waldbeständen mit kurzer, aber akzentuierter Trockenzeit feststellen läßt.

Ein Trockener Passatwald bei Quiriquire

Quiriquire ist ein Dorf in den Llanos von Venezuela, unweit der Stadt Maturin, etwa 70 m über dem Meere. Zwischen den Savannen sind an Flüssen und in Mulden Palmsümpfe („Morichales") eingestreut, und an einigen Stellen sind noch Reste der alten Passatwälder erhalten, die einst große Flächen der heute von Savannen bestandenen Llanos bedeckt haben. Das Klimadiagramm (Abb. 89 rechts) deutet einen ähnlichen Jahreszeitenwechsel wie den des Caura-Waldes an, nur ist in der Quiriquire-Gegend (Klimastation Maturín) die Trockenzeit länger und die Niederschläge der Regenzeit bleiben mäßiger. Der Boden wechselt dem Grad seiner Lateritisierung nach, ohne daß die auf ihm stockenden Trockenen Passatwälder darauf stark reagieren. Auf dem dort ermittelten Minimiareal fanden sich 62 Arten. Diese geringe Artenzahl und der Gesamtaufbau des Waldes (Bisekt Abb. 90) erinnern geradezu an Wälder der gemäßigten Zonen: Die Umrißlinie des Waldes ist ebenso gleichmäßig, wie etwa bei einem Buchenwald. Sie liegt in trokkenen Lagen etwa bei 5 m über dem Boden, in besonders günstigen, aber auch

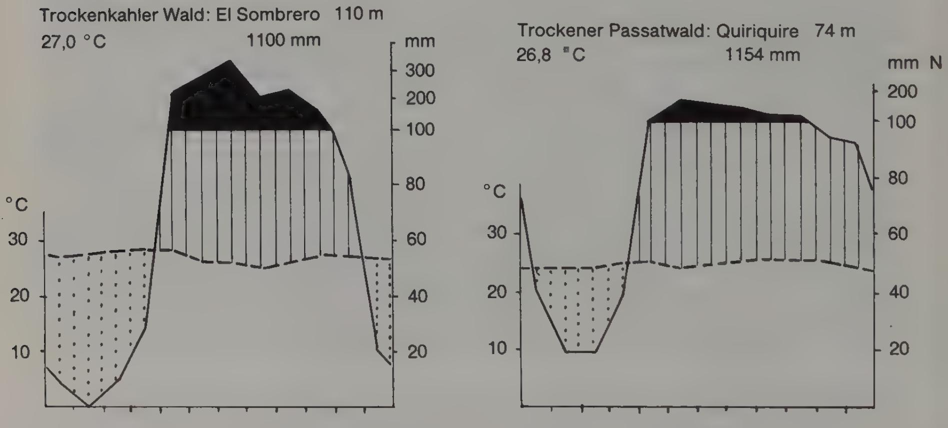


Abb. 89. Vergleich zweier Klimatogramme aus den Llanos von Venezuela.

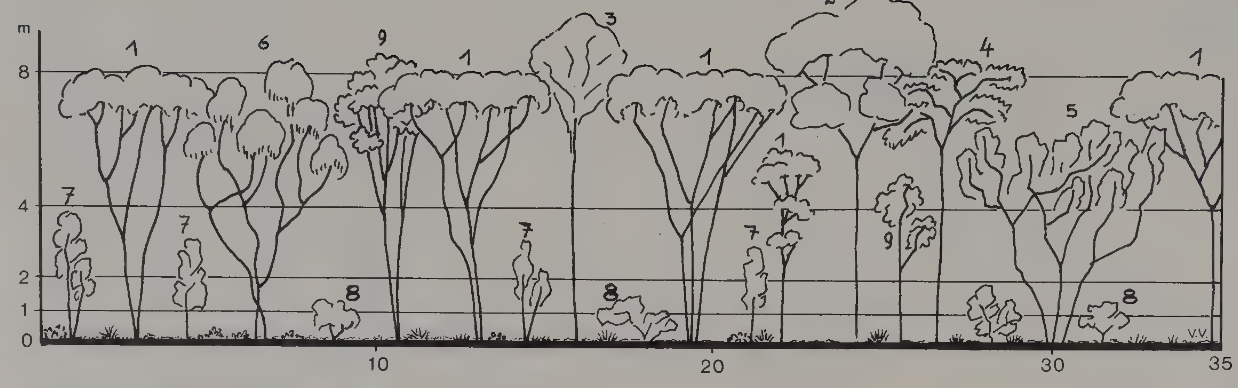
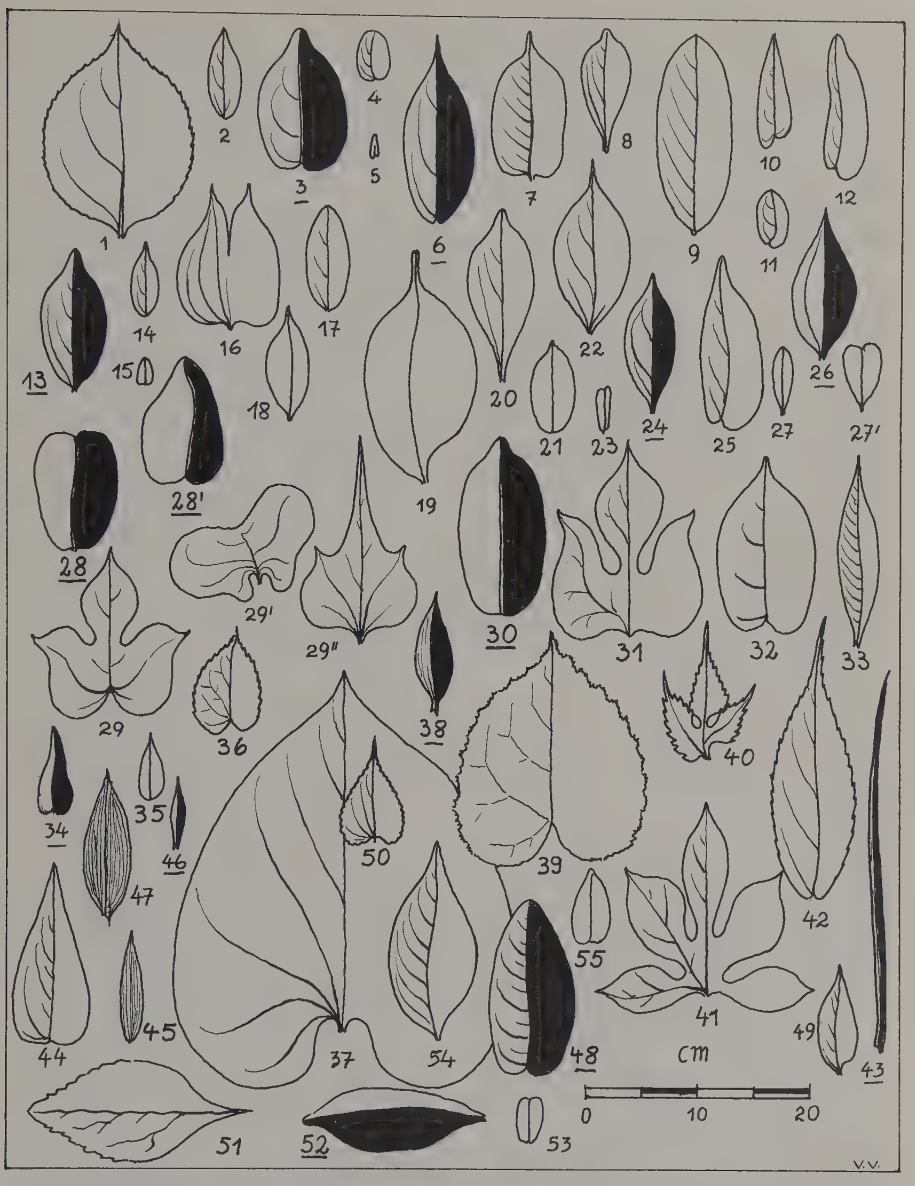


Abb. 90. Bisekt des Trockenen Passatwaldes von Quiriquire, in den Llanos von Venezuela. 1. *Luehea candida* (Tiliaceae), 2. *Spondias mombin* (Anacardiaceae), 3. *Tabebuia spectabilis* (Bignoniaceae), 4. *Astronium graveolens* (Anacardiaceae), 35. *Pithecolobium caraboboensis* (Mimosaceae), 6. *Libidibia* spec. (Mimosaceae), 7. *Lonchocarpus* spec. (Papilionaceae), 8. *Randia* spec. (Rubiaceae), 9. *Platymiscium* spec. (Papilionaceae).

Tab. 8. Blattkategorien von 62 Arten des Trockenen Passatwaldes von Quiriquire (Venezuela)

Nr.	Kategorien	%
	Größen:	
2	makrophyll	4
3	mesophyll	73
4	mikrophyll	17
5	nanophyll	6
8	Rand (gez. od. gekerbt)	16
9	Träufelspitze	4
	Formen:	
10	Normalblatt	60
12	Langblatt	8
13	Grasblatt	4
16	Vollflächenblatt	19
17	Teilflächenblatt	9
	Diversitätskennzahl: 682	

Abb. 91. Blattanalyse, Wald von Quiriquire.
Acanthaceae (*Bravaisia integerrima* 54, *Ruellia paniculata* 46)
Anacardiaceae (*Astronium graveolens* 49, *Spondias mombin* 25)
Anonaceae (*Anona jahnii* 48)
Araceae (*Philodendron hederifolium* 37)
Asclepiadaceae (*Gonolopus* spec. 32)
Bignoniaceae (*Arrabidea carabobonensis* 18, *Macfaydenia mollis* 21, *Pleotoma variabile* 24, *Tabebuia spectabilis* 20)
Caesalpiniaceae (*Bauhinia emarginata* 16, *Chamaefistula bacillaris* 19, *Isandrina emargianata* 17, *Libidibia granadillo* 15)
Capparidaceae (*Capparis coccolobifolia* 28, 28', *Morisonia americana* 30)
Commelinaceae (*Commelina elegans* 38)
Compositae (*Bidens pilosa* 40, *Elvira biflora* 35, *Syndrella nodiflora* 51)
Convolvulaceae (*Evolvulus cardiophyllus* 34, *Merremia aegyptica* 33)
Cucurbitaceae (*Cayaponia racemosa* cf. 31)
Cyperaceae (*Cyperus diffusus* 43)
Erythroxylaceae (*Erythroxylon* spec. 27, 27')
Euphorbiaceae (*Acalypha cuspidata* 42, *Jatropha gossypifolia* 41)
Gramineae (*Lasiacis ruscifolia* 45, *Panicum hirtum* 47)
Hernandiaceae (*Gyrocarpus americanus* 29, 29', 29")
Loganiaceae (*Strychnos fendleri* 26)
Malpighiaceae (*Bunchosia glandulifera* 13, *Gaudichandra albida* 14)
Malvaceae (*Bastardia viscosa* 36, *Gayoides crispum* 50, *Wissadula periplocifolia* 44)
Melastomaceae (*Myriospora* spec. 4)
Mimosaceae (*Pithecolobium pauciflora* 10, *Pithecolobium ligustrinum* 11, *Pithecolobium* spec. 12, *Senegalia glomerosa* 5, Mimosaceae gen. 53)
Papilionaceae (*Centrolobium paraense* 3, *Dalbergia monetaria* 7, *Lonchocarpus punctatus* 8, *L.*



atropurpureus 2, *Machaerium robiniaefolium* 23, *Platymiscium diadelphum vel aff.* 9, *Pterocarpus officinalis* 6)
Rubiaceae (*Randia* spec. 55)
Tiliaceae (*Luehea candida* 1)
Ulmaceae (*Celtis iguanaea* 22)
Verbenaceae (*Citharoxylum* spec. 52)
Vitaceae (*Vitis caribaea* 39)

12–20 m hoch. Auch daß – zum erstenmal bei den bisher besprochenen Waldtypen – eine Baum*art* deutlich dominiert (die Tiliacee *Luehea candida)* (Abb. 90/1) und daher im Bisekt viermal auftritt, erinnert an Waldstrukturen mittlerer Breiten. Unterhalb der Laubkronen ist viel freier Raum. Eine Jungwuchs- und Gebüschschicht zeichnet sich, wie das Schichtdiagramm (Abb. 87 B) zeigt, nur undeutlich ab. Dagegen ist – wiederum ähnlich wie in Wäldern höherer Breiten – eine wenn auch schüttere Feldschicht vorhanden.

Typisch tropisch aber ist der Reichtum an Lianenarten: 14 der 62 Arten des Waldes sind Kletterpflanzen. Ihrer Vegetationsmasse nach spielen sie jedoch eine viel geringere Rolle als die nur 5 Lianenarten des Caura-Waldes. Mit der Länge der Trockenzeit nimmt demnach die Artenzahl der Lianen zu, ihre Massenentwicklung jedoch ab. Im Bisekt sind die Lianen nicht eingezeichnet. Wichtig werden sie durch ihren starken Anteil am Mannigfaltigkeitsindex der Blattformen. Lianen dringen ja im Laufe ihres Lebens immer wieder in andere ökologische Bereiche ein und neigen deshalb mehr als andere Lebensformen zur Varianz der Assimilationsorgane. So zeigt die Zusammenstellung (Tab. 8) trotz der Artenarmut 11 Blattkategorien. Auch Bäume neigen in diesen Beständen dazu, eine Vielfalt von Blattformen auszubilden (Abb. 91). Ein Beispiel gibt die Hernandiacee *Gyrocarpus* (Abb. 91; 29, 29^1, 29^2). Das echte Regenwaldblatt ist selten oder fehlt, und stark vorgezogene Blattspitzen kommen nur bei 4% der Arten vor. Wo sie auftreten, tragen sie an ihrer Spitze Wasserspalten und gehören zu den laubabwerfenden Arten. Echte Träufelspitzen kommen fast ausschließlich an immergrünen Bäumen vor. Der Charakter als „Träufelspitzen" erscheint daher hier unmotiviert und zweifelhaft.

Andererseits ergibt die Zahl der Blattkategorien, gemessen an der für Optimalwälder, bereits eine Annäherung an extratropische Verhältnisse. Die Diversitätskennzahl von 682 (11 × 62) gehört einer Größenordnung an, die auch in gemäßigten Breiten gelegentlich erreicht wird. Alles deutet darauf hin, daß der Quiriquire-Wald gegenüber dem Caura-Wald noch weiter ab von optimalen Waldformen anzusetzen ist.

An dieser Einstufung ändert sich auch dadurch nichts, daß das so entscheidende Merkmal des Anteils der Immergrünen im Bereich der trockenen Passatwälder nur schwer zu fassen ist. Wenn man einen und denselben Bestand mehrere Jahre hindurch am Ende der Trockenzeit besucht, wird man zu recht wechselnden Prozentsätzen kommen. In unserer Blattanalyse (Abb. 91) sind alle Blätter, die bei zwei solchen Revisionen noch grün waren, dadurch hervorgehoben, daß die rechte Blatthälfte schwarz abgedeckt erscheint. Es sind fast immer lederige Blätter mit ganzem Rand, während die gezähnten und dünnen meist zu den abgeworfenen gehören. Durch die beiden Stichproben spielt sich der Prozentsatz der Immergrünen im Quiriquire-Wald auf 21% ein. In extrem trockenen Jahren dürfte er unter 10%, in sehr feuchten über 25% liegen. Für Afrika (Nigeria; Ainslie 1926) wird als entscheidende Grenzzahl 25% immergrüne Arten angenommen, ein Wert, der von Aubréville (1932) als „nicht immer zuverlässig" bezeichnet wird. Auch hier handelt es sich um Übergänge, deren unsere Aufgabe, zu klassifizieren, nur durch etwas willkürliche Setzungen Herr werden kann. Erst im echten trockenkahlen Wald (TK der Abb. 83) wird jene Entschiedenheit der Saisonreaktion erreicht, die uns aller Zweifel enthebt. Der Passat- und Monsunwald dagegen illustriert überzeugend das alte „natura non facit saltus".

2.2.6 Der Trockenkahle Wald (s. Tafel 6 gegenüber Seite 113)

Im winterkahlen Wald jenseits der Wendekreise verlieren nicht alle Pflanzen während der ungünstigen Jahreszeit ihr Laub. In der Baumschicht etwa eines Buchenmischwaldes finden sich Tannen und Eiben, die immergrün bleiben, und in der Feldschicht überwintern viele Kräuter im Schutz der Schneedecke, ohne zu vergilben. Im Trockenkahlen Wald der Tropen findet man am Ende der Trockenzeit kein einziges grünes Blatt – oder in weniger extremen Fällen nur ganz wenige (definitionsgemäß nach unserer Auffassung jedenfalls unter 10%).

Trockenkahle Wälder grenzen sowohl ökologisch als geographisch einerseits an Monsun- und Passatwaldtypen, andererseits an Dornwald, Kakteenwald oder Savanne. Es gibt kaum einen Waldtyp, der ursprünglich derart weltweit verbreitet und zugleich so wenig erforscht ist, wie der Trockenkahle Tropenwald. Selbst das Phänomen des alljährlichen Laubabfalles ist noch nicht gründlich untersucht worden. WALTER (1973) schließt aus einer Beobachtung im Botanischen Garten von Caracas, daß der Laubabwurf fakultativ sei. Er beobachtete, daß die Euphorbiacee *Hura crepitans* im Waldteil des Gartens das Laub abwarf, aber dort, wo ihr Standort in der Trockenzeit bewässert wurde, sich wie eine immergrüne Pflanze verhielt. Dazu kommt meine eigene Beobachtung, daß in den trockensten Typen der Passatwälder manche Arten je nach der Dauer der Trockenzeit im einen Jahr immergrün, in einem anderen trockenkahl erscheinen. Ob daneben nicht doch ein obligater, genetisch fixierter Laubabwurf vorkommt, wird so lange unentschieden bleiben, bis wir genaue und jahrelange phänologische Daten bekommen und untersucht wurde, ob dem Laubfall die Bildung eines Trennungsgewebes am Grunde des Blattstiels vorausgeht oder nicht.

Eine weitere Schwierigkeit bei der Behandlung dieses Waldtyps besteht darin, daß es nur selten gelingt, trockenkahle Wälder im Urwaldzustand vorzufinden. Zwar ist die Faktorenkombination, der dieser Wald seine Existenz verdankt, weltweit verbreitet, so daß die Tendenz, sich auszubilden, in allen Kontinenten häufig gegeben ist. Aber dieser Tendenz steht der in ihm besonders intensive Einfluß des Menschen entgegen. Die Wälder sind fast überall stark durchforstet, meist sogar in recht extensiver Art. Das Teakholz *(Tectonia grandis)* und laubabwerfende Dipterocarpaceen in Südasien, das Mahagoniholz *(Entandrophragma)* Afrikas und sein südamerikanisches Pendant *(Swietenia)* und zahlreiche andere wertvolle Holzlieferanten sind integrierende Bestandteile der trockenkahlen Wälder. Die vielen Weichhölzer, die eine Durchforstung der Regenwälder und feuchten Passatwälder so erschweren, fehlen im trockenkahlen Wald fast ganz, so daß die Gelegenheit zur Ausbeutung gleichsam naturgegeben erscheint. Außerdem ist der Trockenkahle Wald überall dort, wo Menschen leben, äußerst brandgefährdet.

Die Meinung NAI MOHNS (1960), daß Brände im Teakholzwald Thailands forstlich günstig seien, dürfte auf kurzfristigen Beobachtungen beruhen und nicht Stich halten. NAI MOHN glaubt, daß durch die Brände die wertvollen *Tectonia*-Bäume nicht geschädigt werden, dagegen andere Holzarten derart am Wachstum behindert werden, daß desto mehr Teakholz hochwächst. M.E. würde sich langfristig und bei regelmäßiger Schlägerung der Substanzverlust trotz des augenblicklichen Scheinerfolgs katastrophal auswirken!

Der Trockenkahle Wald stockt außerdem auch noch auf Böden, die relativ leicht zu kultivieren sind. Das wechselfeuchte Klima erleichtert dem Menschen in

jeder Hinsicht das Leben, während er im immerfeuchten eher gefährdet ist. Aus allen diesen Gründen wird der trockenkahle Wald nur selten und auf kleine Restbestände reduziert angetroffen.

Ein Einblick in die Physiognomie des extremen Trockenkahlen Waldes soll am Beispiel eines Bestandes in Venezuela gegeben werden.

Ein Trockenkahler Wald bei El Sombrero

Der von ARISTEGUIETA (1968) untersuchte Waldtyp wurde von ihm als „Laubabwerfender Forst" (Bosque caducifolio) bezeichnet. TAMAYO (1971) rechnet das ganze Waldgebiet zum „Trockenen Forstdschungel mit eingesprengtem Dornwald" („bosque xerófilo con intercaladas de espina"). Für HOLDRIDGE (1968) handelt es sich um „Sehr trockenen Tropenwald" (Bosque muy seco tropical) und HUECK (1966) bezeichnet ihn als „kolumbianisch-venezolanischen Alisiowald". Divergente Bezeichnungen für ein und dieselbe Wirklichkeit deuten hier wie meist vorläufige Konzepte an, die nur durch intensive Forschung definitiven Begriffen näherkommen können. Gestützt auf die Tatsache, daß 98% aller Baumarten dieses Waldtyps in der Trockenzeit ohne Laub sind, erscheint unsere Benennung „Trockenkahler Wald" dem Stande unserer Kenntnisse angemessen.

Der im Spanischen etwas verschwommene Unterschied zwischen dem Sprachgebrauch von „selva" und „bosque" entspricht ungefähr der Trennung der Begriffe „Wald" – im Sinne von Naturwald – und „Forst" – im Sinne von Wirtschaftswald. Jedenfalls werden *hier* die vier Wörter immer in dem angegebenen Sinne gebraucht.

Der untersuchte Bestand liegt nahe dem Südfuß der Cordillera del Interior gegen die Llanos hin. Er gehört einem etwa 40000 km² umfassenden Gebiet an, das von San Carlos im Westen bis fast nach Barcelona im Osten reicht. Freilich ist der Großteil dieses Gebietes längst nicht mehr Urwald, sondern durch den Menschen teilweise verändert, völlig in Kulturland verwandelt oder zu Brandsavannen degradiert.

Das Klimadiagramm, das für El Sombrero bezeichnend ist, stammt von den nahen Bancos de San Pedro und beruht auf den von VARESCHI und HUBER publizierten Werten (1971, pg. 58). Es gibt in Abb. 89 zusammen mit dem Klimadiagramm von Quiriquire Anlaß zu aufschlußreichen Vergleichen und belegt einmal mehr die bündige Aussagekraft der WALTERschen Diagramme: Der Trockene Passatwald und der Trockenkahle Wald liegen beide in etwa derselben Meereshöhe und haben beide etwa dasselbe Wärmeklima und denselben Jahresniederschlag.

Man kann jedoch trotzdem als selbstverständlich erwarten, daß der Wald von El Sombrero mit 2% immergrünen Bäumen trockener ist, als der von Quiriquire mit immerhin 21% (10–25%) Immergrünen. Hinsichtlich der Regenfälle der feuchten Jahreszeit ist aber das Gegenteil der Fall: Die Niederschlagsmengen sind im Trockenkahlen Wald im Kalendersommer wesentlich höher als im Trockenen Passatwald. Das Entscheidende ist aber nicht das Klima der feuchten, sondern das der trockenen Monate! Die Trockenzeit ist im Wald von El Sombrero nicht nur länger (fast 5 Monate gegenüber etwas über zwei) sondern auch radikaler (trokkenster Monat Februar mit Regenmenge „0" gegenüber immerhin noch 10 mm) als im Passatwald von Quiriquire. Auch von der Position der beiden Waldtypen im Diagramm Abb. 83 läßt sich dieselbe Faktenrelation ablesen!

Der Boden ist schwach lateritisiert und – im Gegensatz zu den Llanos – durch wechselnde Hanglagen anders – meist besser – dräniert. Anzeichen für Sauerstoffmangel im Boden sind nicht festzustellen. Der hier besprochene Wald machte zur Zeit der Untersuchung durch ARISTEGUIETA (l.c.) und auch bei meinen eigenen Beobachtungen den Eindruck eines nur wenig durch den Menschen gestörten Naturbestandes.

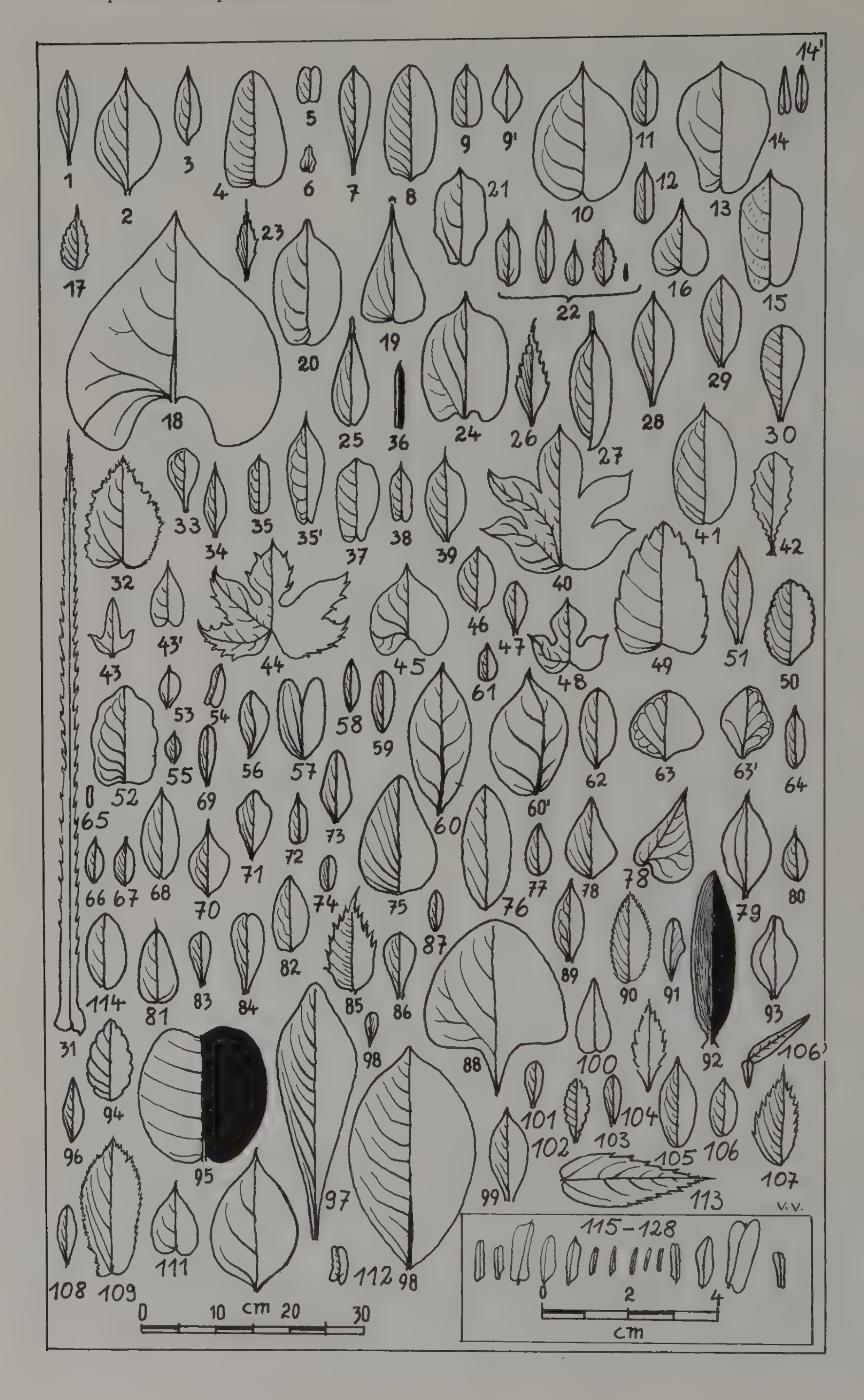
Von den 171 Arten wurden von ARISTEGUIETA 135 bis zur Art, der Rest nur bis zur Gattung bestimmt. Das Verdienst dieser Vorarbeit kann nur der gut einschätzen, der die Schwierigkeiten, trockenkahle Wälder zu bearbeiten, selbst erfahren hat. In der Trockenzeit findet man nur kahle Pflanzen, jedoch zum Teil mit ihren Blüten, während in der Regenzeit die Blüten und Früchte oft fehlen und die gleichförmigen Lebensformen und Blattformen eine Bestimmung im Felde erschweren.

Tab. 9. Blattkategorien von 128 Arten des Trockenkahlen Waldes von El Sombrero (Venezuela)

Nr.	Kategorien	%
	Größen:	
2	makrophyll	6
3	mesophyll	68
4	mikrophyll	17
5	nanophyll	9
8	Rand (gez. od. gekerbt)	14
9	Träufelspitze	2
	Formen:	
10	Normalblatt	55
11	Regenwaldblatt	3
12	Langblatt	16
13	Grasblatt	1
16	Vollflächenblatt	22
17	Teilflächenblatt	3

Diversitätskennzahl: 1536

Der senkrechte Aufbau des Waldes ist ähnlich dem des vorhergehenden Typs (Abb. 86). Dagegen ergibt die Blattanalyse ein davon abweichendes Bild: Nur drei Arten (2%) bleiben immergrün (Abb. 92: Rechte Blatthälfte dunkel getönt). Das Normalblatt (70 Arten) der mesophyllen Größenklasse (87 Arten) überwiegt derart, daß die Beblätterung nahezu homogen erscheint. (Abb. 92, Tab. 9). Dabei ist die Diversität der Blätter einzelner Arten auffallend groß (Abb. 92/22, 43, 43[1]; 60, 60[1]; 106, 106[1]). Der Anteil an gezähnten Blättern und solchen mit ausgezogener Spitze ist ähnlich wie im Quiriquire-Wald und muß ähnlich interpretiert werden.


115–128
0
2
4
cm
0
10
cm
20
30
v.v.

Durch die relativ hohe Artenzahl bei gleicher Anzahl von Blattkategorien ist die Diversitätskennzahl 1536, also doch mehr als doppelt so hoch wie die des Quiriquire-Waldes.

Die allgemeine Erwartung, daß bei Verschlechterung des Klimas eine geringere Diversität zustande kommt, erscheint hier nicht erfüllt. Sicher ist der Wald von El Sombrero seinem Wasserhaushalt nach ungünstiger gestellt als der von Quiriquire. Der weitverbreitete und florengeschichtlich offenere trockenkahle Wald bildet jedoch eine artenreichere Pflanzengemeinschaft als der flüchtigere, räumlich beschränkte Übergangstyp von Quiriquire, jener äußersten Randerscheinung des breiten Spektrums der Passatwälder. Solcher Gegenläufigkeit von Diversität und ökologischem Rang (der Stufen zwischen Pessimum und Optimum) begegnet man immer wieder. Wir werden ihr besonders bei der Besprechung der tropischen Gebirgsvegetation wieder begegnen. Gerade solche Ausnahmen, die der im großen zutreffenden Regel widersprechen, regen dazu an, unser ökologisches Konzept immer wieder neu zu überdenken und die Grenzen seiner Gültigkeit bei der Feldarbeit sowohl wie bei der nachträglichen statistischen Auswertung festzustellen und – wo irgend möglich – kausal zu interpretieren.

2.2.7 Der Dornwald (Das Espinar)

Wenn wir aus der Fülle zunächst namenloser Pflanzengruppierungen den „Dornwald“ hervorheben, folgen wir dem Sprachgebrauch der Venezolaner, die ihr „Espinar“ kennen und fürchten. Zugleich ist damit ein Waldtyp bezeichnet, der in nur wenig abgewandelter Form in der Caatinga Brasiliens, im Teray Indiens und im Dorndschungel Afrikas wiederkehrt. Immer handelt es sich um einen von Schirmakazien beherrschten Bestand, der artenarm und gleichförmig ist und von Dornen und Stacheln nur so starrt (Abb. 93/94). Der Dornwald steht in der Rangskala vom Optimum zum Pessimum tiefer als der trockenkahle Wald, von dem er sich – da viele Übergangsformen gebildet werden, nicht immer leicht abgrenzen läßt. Dagegen setzt sich der Dornwald deutlich vom Sukkulentenwald ab. In Venezuela enthält er nur eine einzige baumartige Kakteenart *(Cereus jamaca-*

Abb. 92. Blattanalysen des Trockenkahlen Waldes von El Sombrero (auf Grund einer Vegetationsaufnahme von L. ARISTEGUIETA 1968). Angegeben: die Pflanzenfamilien; die Artenliste in der Originalarbeit l.c.). 1–2. *Acanthaceae*, 3. *Anacardiaceae*, 4. *Anonaceae*, 5, 53–55, 115–127. *Mimosaceae*, 6. *Rubiaceae*, 11. *Apocynaceae*, 12–16. *Aclepiadaceae*, 17. *Araliaceae*, 18. *Araceae*, 19–27. *Bignoniaceae*, 28–30, 32–34. *Borraginaceae*, 31. *Bromeliaceae*, 35. *Burseraceae*, 36–39. *Capparidaceae*, 40. Cochlospermaceae, 41. *Combretaceae*, 42. *Compositae*, 43–45. *Convolvulaceae*, 46. *Chrysobalanaceae*, 47. *Erythroxylaceae*, 48. *Hernandiaceae*, 49. *Euphorbiaceae*, 50–51. *Flacourtiaceae*, 52. *Lecythidiaceae*, 56–60, 128. *Caesalpiniaceae*, 61–78. *Papilionaceae*, 79. *Loganiaceae*, 80–82, 114. *Malpighiaceae*, 83–84. *Meliaceae*, 85. *Moraceae*, 86–88. *Nyctaginaceae*, 89. *Papilionaceae*, 90. *Ochnaceae*, 91. *Polygalaceae*, 92. *Orchidaceae*, 93. *Rhamnaceae*, 94–95. *Polygonaceae*, 96–100. *Rubiaceae*, 101–102. *Rutaceae*, 103–105. *Sapindaceae*, 106. *Solanaceae*, 107. *Sterculiaceae*, 108. *Verbenaceae*, 109–110. *Tiliaceae*, 111. *Vitaceae*, 112. *Zygophyllaceae*, 113. *Ulmaceae*, 114–128. *Mimosaceae* (Näheres im Text).

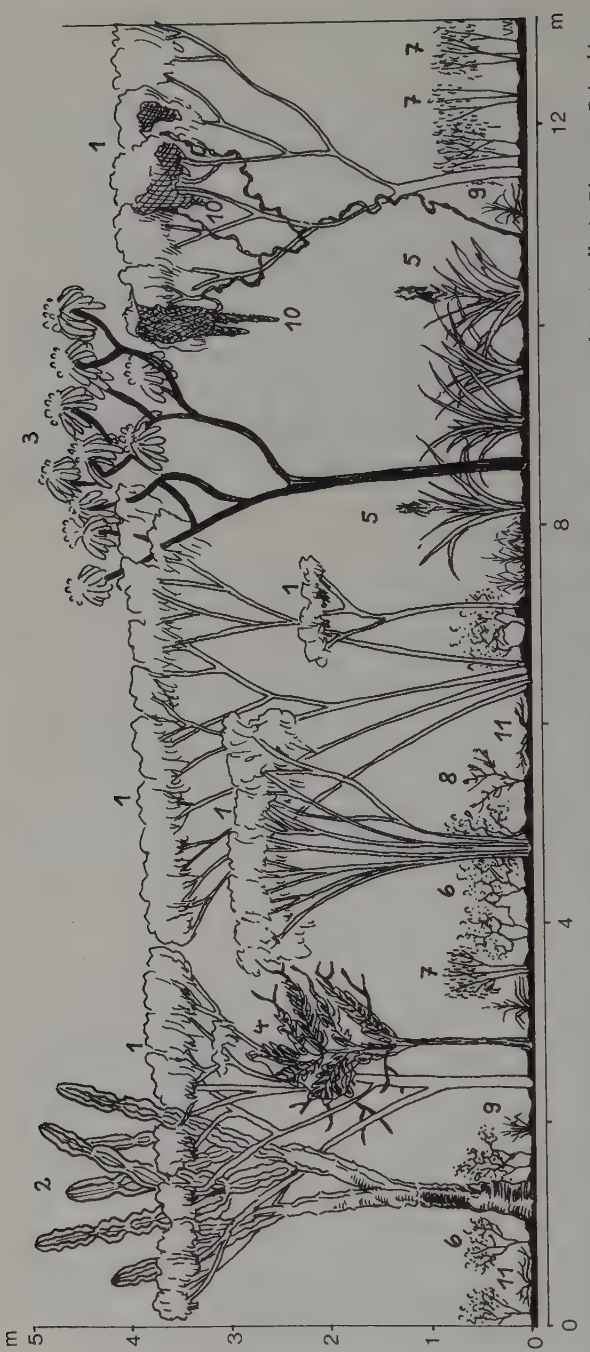


Abb. 93. Bisekt eines Dornwaldes (Espinar) bei Barquisimeto. 1. Mimosaceae gen., 2. *Cereus jamacaru*, 3. *Plumeria alba* in Blüte, 4. *Peireskia guamacho* mit blattlosen Astenden, 5. *Pitcairnia maidifolia*, 6. *Croton rhamnifolius*, 7. *Bastardia viscosa*, 8. *Pfaffia iresinoides*, 9. Gramineae und Cyperaceae, 10. *Arrabidiaea* spec., 11. *Evolvulus filipes*.

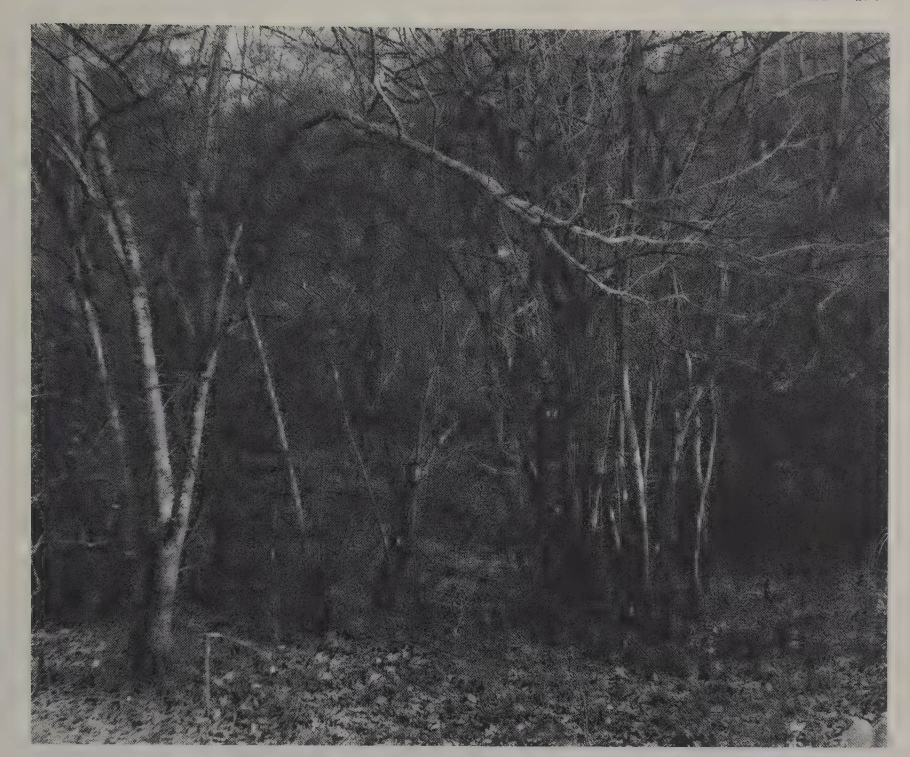


Abb. 94. Dornwald (Espinar) von Barquisimeto (Venezuela) mit niederer Baumschicht der Akazienform und geringem, in der Trockenzeit eingezogenem Unterwuchs.

ru), während der typische Sukkulentenwald mindestens zehn – oft auch mehr Kakteenarten aufweist. Auch ist die Struktur des Dornwaldes – so wie er uns in Venezuela begegnet – mit der keines anderen Waldtyps zu verwechseln.

Das Waldbild ist durch die kleinblättrigen Akazien-, Mimosen- und Caesalpinaceen-Arten bestimmt. Die Verzweigung der meisten Bäume ist trichterförmig, die jüngsten Äste bilden einen flachen Kronenschirm, der selbst während der Zeit der reichlichen Sommerregen nur schütter bleibt und genügend Licht für die tieferen Vegetationsschichten durchläßt. Trotzdem bleibt dieser Unterwuchs meist recht dürftig, weil seine Wasserversorgung in der kritischen Jahreszeit durch die Konkurrenz der Baumschicht nicht ausreicht.

Der Dornwald tritt im Laufe der Degradation trockenkahler Wälder auf und ist in vielen, wenn nicht in den meisten Fällen durch menschliche Eingriffe in die Landschaft entstanden. Ob es wirklich völlig natürliche Dorn-Urwälder gibt, möchte ich bezweifeln. Immerhin würde jedoch in der Reihe von den feuchtesten Optimal- zu den trockensten Pessimalwäldern ohne ihre Existenz eine ökologische Lücke zu verzeichnen sein . . .

Dorn- und Kakteenwald kommen oft mosaikartig einander durchdringend vor. So auch in der Umgebung von Barquisimeto und Carora – so daß unser Klimadia-

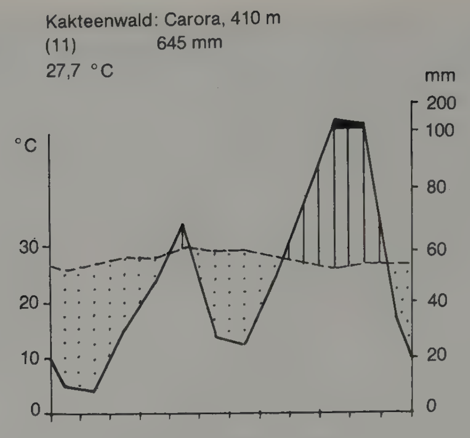


Abb. 95. Klimadiagramm von Carora (Zentralvenezuela).

gramm (Abb. 95) für beide Typen bezeichnend ist. Man muß mit durchschnittlich 6–7 Monaten Trockenzeit und einem Jahresniederschlag unter 1000 mm rechnen.

Das Minimiareal wurde in verschiedenen Beständen aus Nordvenezuela bestimmt. Überall waren 90% der im Durchschnitt 35 Arten bereits in einer Fläche von nur 25 m Seitenlänge anzutreffen. Der Bisekt (Abb. 96) zeigt die gleichmäßige Kronendecke der Akazien, die nur hier und da von Exemplaren anderer Gattungen durchbrochen wird. Hier der typische „Espinarkaktus" *(Cereus jamacaru)* und der Frangipani-Baum *(Plumeria alba).* Die Feld- und Strauchschicht kann sehr verschieden entwickelt sein: Manchmal ist der Boden fast kahl, manchmal durch die Bromeliacee *Pitcairnia* weithin gleichmäßig bedeckt (Abb. 93/5), auch kommt es vor, daß der freie Raum unter dem Kronendach derart von Gesträuch und Dornlianen durchwuchert ist, daß der Dornwald ein undurchdringliches Dickicht bildet.

Auch im Dornwald Indiens gibt es eine sukkulente Pflanze, die freilich nicht dort zu Hause ist. Die Trockengebiete Indiens haben, seit sie bestehen, nicht die Möglichkeit gehabt, sukkulente Pflanzenstämme zu entwickeln wie die Euphorbien Afrikas oder die Kakteen in Amerika. So ist die Kakteenform durch eine Euphorbiacee, die aus Afrika einwanderte, vertreten. Auch in Indien bestreiten die kleinblättrigen Arten derselben Pflanzenfamilien, die in Venezuela vorherrschen, die Baumschicht: Von den 14 Familien, deren Arten den Dornwald Venezuelas zusammensetzen, konnte ich im „Teray" Indiens nördlich Jaipur folgende auch dort feststellen: Nach ihrer Häufigkeit angeordnet: *Mimosaceae, Papilionaceae, Apocynaceae, Caesalpiniaceae, Sterculeaceae, Sapotaceae, Gramineae, Cyperaceae, Euphorbiaceae* und *Rubiaceae.* Nach GAUSSEN (1964) sind die Verhältnisse in den Dornwäldern des übrigen Indiens, und nach GAUSSEN, LECRIS und BLASCO (1967) auch Hinterindiens, dieselben. Auch in den Dornwaldgürteln, die den afrikanischen Kontinent nördlich und südlich der Äquatorzone quer durchziehen, sind dieselben Familien dominierend, nur sind hier die Dornwälder artenreicher als die vorerwähnten und deuten durch einen ansehnlichen Bestand an endemischen Arten an, daß es sich hier um erdgeschichtlich ältere Pflanzenformationen

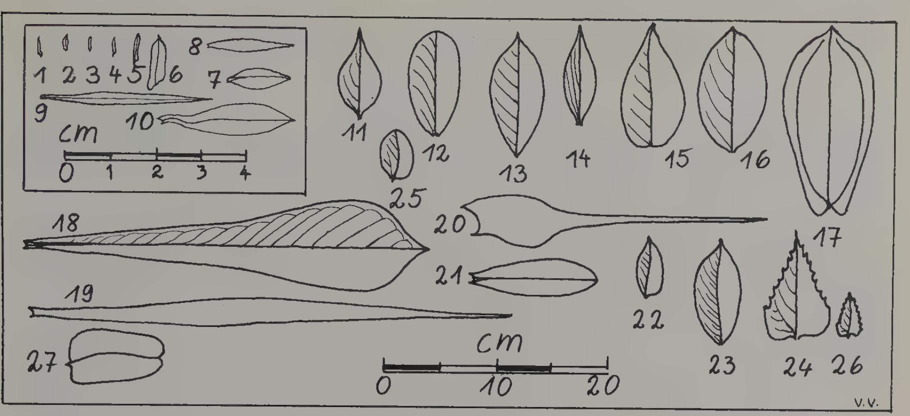


Abb. 96. Blattanalyse des Dornwaldes bei Carora. 1. *Mimosa arenosa* (Mimosaceae), 2. *Poponax tortuosa*, 3. *Piptadenia peregrina*, 4. *Mimosa* spec., 5. *Cercidium praecox* (Caesalpiniaceae), 6. *Acacia glomerosa* (Mimosaceae), 7. *Cuphaea macrantha* (Lythraceae), 8. *Evolvulus filipes* (Convolvulaceae), 9. *Evolvulus* spec., 10. *Lycium nodosum* (Solanaceae), 11. *Pfaffia iresinoides* (Amaranthaceae), 12. *Aspidospermum cuspa* (Apocynaceae), 13. *Aspidospermum vargasii*, 14. *Colubrina elliptica* (Rhamnaceae), 15. *Amyris ignea* (Rutaceae), 16. *Amyris balsamifera*, 17. *Zizyphus melastomoides* (Rhamnaceae), 18. *Plumeria alba* (Apocynaceae), 19. *Pitcairnia* cf. *maidifolia* (Bromeliaceae), 20. *Tillandsia flexuosa* (Bromeliaceae), 21. *Peireskia* spec. (Cactaceae), 22. *Chamaefistula pudibunda* (Caesalpiniaceae), 23. *Croton rhamnifolius* (Euphorbiaceae), 24. *Sida aggregata* (Malvaceae), 25. *Pithecolobium microchlamys* (Mimosaceae), 26. *Melochia tomentosa* (Sterculeaceae), 27. *Pithecolobium carabobonense* (Mimosaceae).

handelt als in Amerika oder gar in Südasien. Wahrscheinlich sind in Afrika auch urwaldartige Bestände vertreten.

Die Analyse der Blätter (Abb. 96) zeigt im Dornwald von Barquisimeto, daß die Hälfte (51%) der Assimilationsorgane den Größenklassen unterhalb der Mesophyllen angehören. Makro- und Megaphylle fehlen (Tab. 10). Zwei Arten sind blattlos: der erwähnte „Espinarkaktus" und eine manchmal in den Dornwaldunterwuchs eindringende Opuntiaart *(Opuntia wentiana)*. Dazu kommt noch die Solanacee *Lycium*, die in manchen Jahren keine Blättchen bildet und dann mit dem Blattgrün der nackten Zweige auskommt. Bei den Blattformen fällt die hohe Anzahl der Langblätter und das Fehlen der Regenblatt- und Teilflächenblattform auf. Langausgezogene Blattspitzen, die als Träufelspitzen gelten könnten, fehlen ebenfalls. Beim Überblick über unsere Zusammenstellung (Abb. 96) sollte man sich vergegenwärtigen, daß die Blätter Nr. 1–5 den häufigsten Baumarten angehören und alle übrigen Blattformen und -größen den Pflanzen niederer Frequenzgrade.

Die Diversitätskennzahl (35 Arten, 10 Blattkategorien) ist mit 350 bereits sehr niedrig, wurde aber von der des indischen Teray (32 Arten, 9 Blattformen) noch unterboten. Nach Angaben über afrikanische Dornwälder, von denen bisher statistische Erhebungen über die Blattkategorien noch fehlen, darf man darauf schließen, daß dort höhere Diversitätskennzahlen zu erwarten sind. Ob diese Indices stellenweise an die der trockenkahlen Wälder Afrikas heranreichen, bleibt zu ermitteln.

Tab. 10. Blattkategorien von 35 Arten des Dornwaldes von Carora (Venezuela)

Nr.	Kategorien	%
	Größen	
3	mesophyll	42
4	mikrophyll	31
5	nanophyll	3
6	leptophyll	17
7	aphyll	7
8	Rand (gez. od. gekerbt)m	– (7)
	Formen:	
10	Normalblatt	42
12	Langblatt	34
13	Grasblatt	16
16	Vollflächenblatt	6
18	Sukkulentes Blatt	2

Diversitätskennzahl: 350

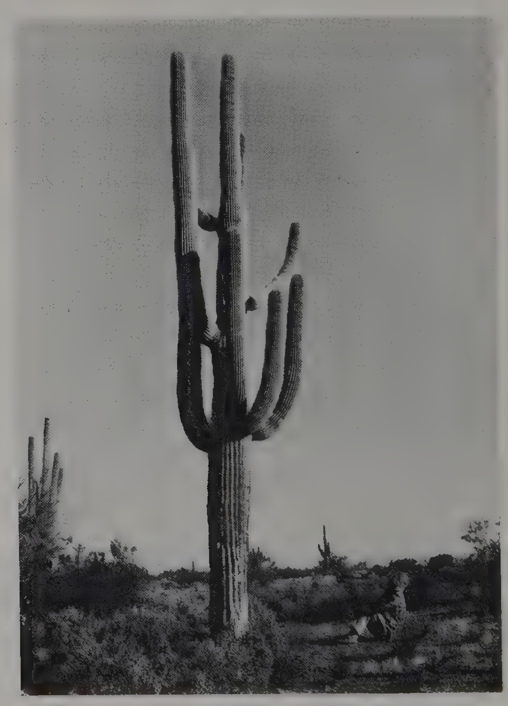


Abb. 97. *Carnegia gigantea* (Arizona) und ihre Begleitarten.





Abb. 98. *Opuntia bigelovii* (Arizona): Solche Kakteensteppen der Subtropen schließen sich nicht zu waldartigen „Cardonales", wie sie in den eigentlichen Tropen typisch sind, zusammen.

Während also das relative Optimum der Dornwälder etwa zwischen Subtropen und Tropengürtel Afrikas zu erwarten ist, kann man mit Sicherheit damit rechnen, daß der folgende Sukkulentenwald nirgends derart großartig entwickelt ist wie im nördlichen Südamerika und in Mittelamerika.

2.2.8 Ein Sukkulentenwald bei Carora (s. Tafel 8 gegenüber Seite 129)

Die Genzentren der meisten sukkulenten Pflanzenfamilien sind nicht in Äquatornähe zu suchen. Es sind die trockenen Erdgürtel der Subtropen, wo sukkulente Gattungen den größten Artenreichtum entfalten (Abb. 97/98). Das schließt aber nicht aus, daß einige sukkulente Sippen in tropische Zonen eindringen und dort – vielleicht auch begünstigt durch menschlichen Einfluß – optimale Bedingungen für die Bildung waldartiger Pflanzendecken vorfinden: So etwa die baumförmigen Euphorbien in Afrika und die ebenfalls baumförmigen Kakteen in Amerika. Es ist mehrfach bestritten worden, daß man Vegetationsdecken, die von baumartigen Sukkulenten beherrscht werden, als Wald ansprechen dürfte. Die Entscheidung darüber hängt von der Definition des Waldbegriffes ab. Alfred Dengler, der Verfasser des Buches „Waldbau auf ökologischer Grundlage" (1935) setzt als begriffsbestimmend für einen Wald eine gewisse Höhe, eine gewisse Größe der Grundfläche, den Schlußstand und die akrotone Grundform der bestandbildenden Einheiten voraus. Alle diese Bedingungen sind in den dichten „Cardonales" – den dicht gestellten Kakteenbeständen der Neuen Welt – gegeben. Die Kronenschicht besteht aus den verzweigten Assimilationssprossen stammbildender Kakteen und den beblätterten Zweigen der sie begleitenden xerophytischen Bäumchen. Die so gebildete oberste Vegetationsschicht ist dicht genug, um die tiefer gelagerten Schichten zu beeinflussen, so daß der Pflanzendecke als Ganzes der Waldcharakter nicht abgesprochen werden kann.

Freilich ist das Bild dieser Wälder mehr als befremdend. Humboldt (Ideen zu einer Physiognomie der Gewächse 1859) schreibt: „Dem neuen Ankömmling

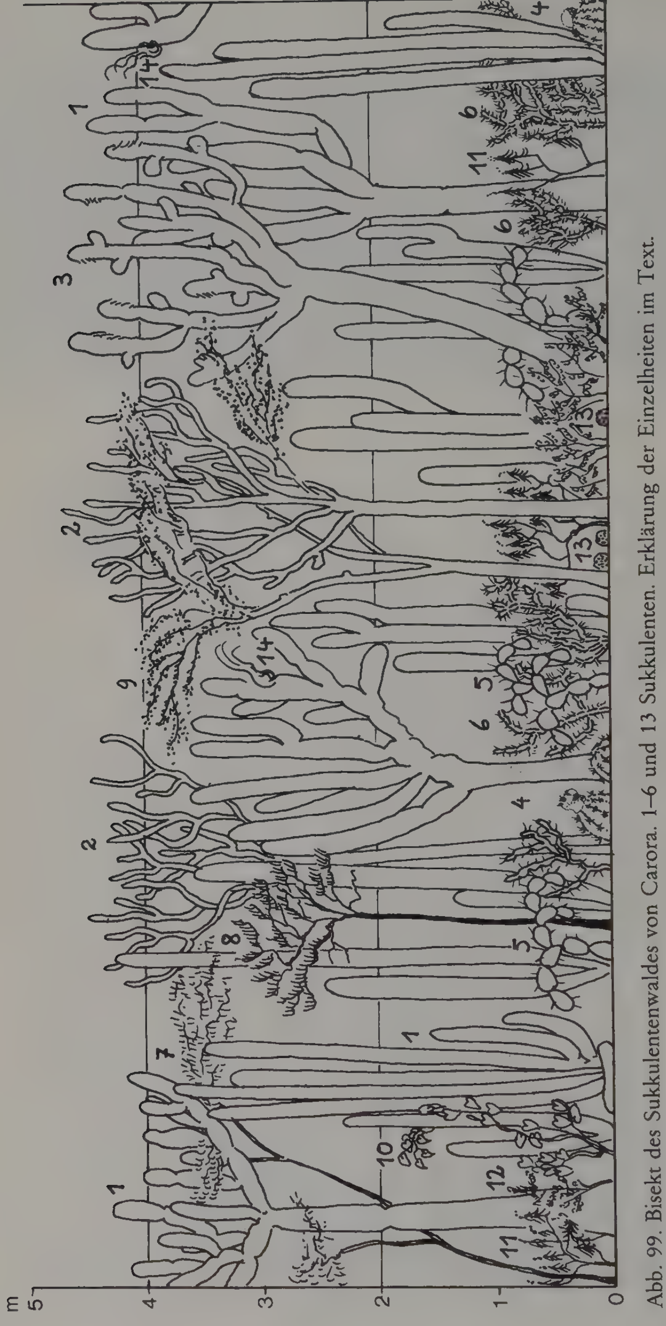


Abb. 99. Bisekt des Sukkulentenwaldes von Carora. 1–6 und 13 Sukkulenten. Erklärung der Einzelheiten im Text.

macht kaum irgendeine Physiognomie einen sonderbareren, einen so unauslöschlichen Eindruck, als eine dürre Ebene ... welche mit säulenförmigen und kandelaberartig geteilten Cactus-Stämmen dicht besetzt ist."

In Venezuela und Kolumbien sind es besonders die trockenen Küstenstriche (s. Seite 105) und im Landesinneren die Zonen mit weniger als 700 mm Jahresniederschlag, die stellenweise von echten Kakteenwäldern bedeckt sein können.

Der hier als Beispiel besprochene Bestand liegt bei der Stadt Carora, inmitten einer an eine Mondlandschaft gemahnenden Zone. Der bald rötliche (lateritische), bald weißgraue (kalkhaltige) Boden der Hügel tritt oft nackt zutage, während er an flacheren Stellen von Kaktuswald, längs der zeitweise ausgetrockneten Flüsse mit einem Wald von vorwiegend Cassia-Arten bedeckt ist. Der Venezolaner nennt diese Landschaft „Tierra roja y blanca". Für ihn ist es verlorenes Land, das nichts hervorbringt und höchstens ein paar magere Ziegen am Leben erhalten kann. Der Historiker weiß mit diesen Landstrichen nichts anzufangen, denn ihr heutiges Erscheinungsbild steht in scharfem Widerspruch zu den Berichten der Welser, die sie mehrfach auf der Suche nach Neuland und Gold durchstreift haben und von derart dichten Wäldern berichten, daß man wochenlang die Sonne nicht sah und von Sümpfen, in denen die Pferde versanken. Der Botaniker wieder (z.B. WALTER 1973) hält sich an den gegenwärtigen Befund und spricht von „Passatwüste" oder – mit WILHELMY 1954 – von einem Gebiet mit rapider Klimaverschlechterung schon seit dem Pliozän, die sich bis in unsere Tage hinein fortsetze. Daß solche extremen Vegetationsformen für den Ökologen einen enormen Aufforderungsakzent haben, wurde bereits auf Seite 18 erwähnt.

Das Klimadiagramm (Abb. 95) von Carora (nach MOP. 1977) zeigt bei einem Jahresniederschlag von nur 645 mm zwei alljährliche Trockenzeiten: Die sogenannte „Große Trockenzeit" von Dezember bis April und die „kleine" von Juni bis August – insgesamt also etwa 8 trockene Monate! Die humide Jahreszeit des Kalenderherbstes zeichnet sich durch katastrophale Sturzregen aus: Oft ist dann in wenigen Minuten alles überschwemmt*, und die Wassermassen reißen bis zehn Meter tiefe Schluchten in den spröden Boden. Einige Stunden spiegeln sich dann die Kakteen im Wasser. Aber schon am nächsten Tag zeigt der Kaktuswald wieder die gewohnten Anzeichen erbarmungsloser Dürre.

Eine solche Pflanzendecke ist – wie nicht anders zu erwarten – extrem artenarm und individuenreich (s. Seite 98). Im Umkreis von Carora findet man auf Hunderten von Quadratkilometern des Kakteenwaldes immer dieselben 48 Arten, von denen 28 regelmäßig und überall auftreten. Diesen 28 Arten entspricht ein Minimiareal von rund 400 m^2.

Der Bisekt (Abb. 99) zeigt die von Baumkakteen beherrschte oberste Pflanzenschicht, die selten 5 m Höhe erreicht. Die dominierenden Kakteen bilden zunächst säulenartige Sprosse, von denen einige später die kandelaberartig ausladenden Astkronen bilden *(Cereus lemairei,* Abb. 99/1). *Cephalocereus moritzianus* (Nr. 2) ragt mit seinen schlanken, biegsamen Sprossen meist über die Begleitpflanzen hinaus. *Cereus griseus* (Nr. 3) fällt durch die weißstruppigen Blütenzonen der Sprosse auf. Der Strauchschicht gehört die in Bogen wachsende *Opuntia wentiana*

---

* Am 7. November 1977 überschwemmte ein 9 Stunden dauernder Sturzregen die sonst fast trockene Sandschlucht von Carora, die Kakteensteppen und die wenigen Pflanzungen. In dem dünnbesiedelten Gebiet gab es 200 Obdachlose und Millionenschaden an ihren Kulturen (El Universal 1977).

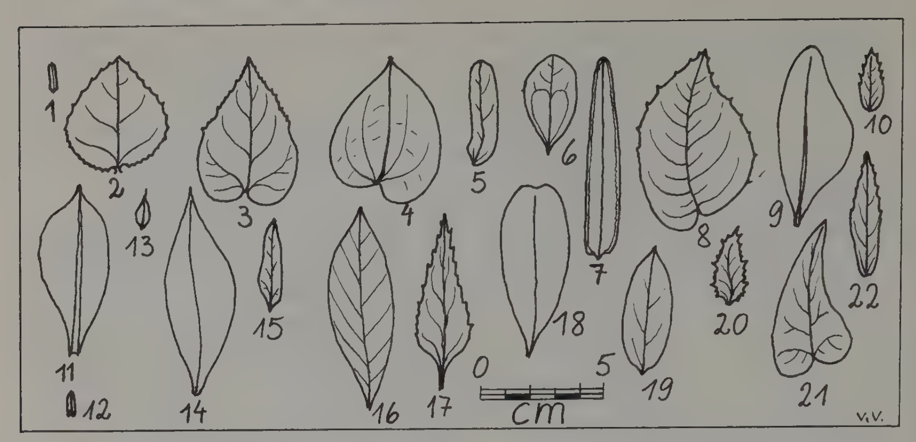


Abb. 100. Blattformen des Sukkulentenwaldes von Carora. 1. *Cercidium praecox* (Caesalpiniaceae), 2. *Sida cordifolia* (Malvaceae), 3. *Sida aggregata*, 4. *Bastardia viscosa* (Malvaceae), 5. *Bulnesia arborea* (Zygophyllaceae), 6. *Guaiacum officinale* (Zygophyllaceae), 7. *Capparis odoratissima* (Capparidaceae), 8. *Croton* spec. (Euphorbiaceae), 9. *Pithecolobium dulce* (Mimosaceae), 10. *Sida ciliaris* (Malvaceae), 11. *Peireskia guamacho* (Cactaceae), 12. *Poponax tortuaosa* (Mimosaceae), 13. *Evolvulus* spec. (Convolvulaceae), 14. *Pfaffia* spec. (Amaranthaceae), 15. Caesalpiniaceae gen., 16. *Cassia bacillaris* (Caesalpiniaceae), 17. *Wedelia fruticosa* (Compositae), 18. *Erythroxylum cumanense* (Erythroxylaceae), 19. *Cassia* spec. (Caesalpiniaceae), 20. *Allionia incarnata* (Nyctaginaceae), 21. *Ipomoea incarnata* (Convolvulaceae), 22. *Sida* spec. (Malvaceae).

(Nr. 5) und die langstachelige *Opuntia caribaea* (Nr. 6) an. Beide können undurchdringliche Dickichte des Unterwuchses bilden. Die Kakteen in Kugelform *(Melocactus caesius,* Nr. 4) und *Mammilaria simplex* (Nr. 13) sitzen dem Boden unmittelbar auf. Die Blätterkronen, die sich mit den Kandelaberästen der Baumkakteen vermischen, gehören den Mimosaceen (Nr. 7), Capparidaceen (Nr. 8) und Caesalpiniaceen an, darunter *Cercidium praecox* (Nr. 9) mit seiner assimilierenden Stammrinde. In der Strauchschicht kommen, oft dicht mit den Kakteen vermischt, laubabwerfende Arten vor: Malvaceen *(Sida* und *Bastardia,* Nr. 12), Euphorbiaceen *(Jatropha-* und *Croton-Arten,* Nr. 11). Letztere bilden auch für sich geschlossene Vegetationsflecke.

Lianen, die in den Cardonales der Antilleninseln oft recht auffallend werden, spielen in denen des venezolanischen Innern nur eine geringe Rolle: Ab und zu erreichen die grünen, zeitweise dünnbelaubten Rutensprosse der Solanacee *Lycium tweedianum* die Kronenschicht der Kakteen als eine Art Spreizkletterer und die Convolvulacee *Ipomoea carnea,* die meist nur als randliches Gebüsch vorkommt, windet sich manchmal an Kakteenstämmen ein Stück hoch (Nr. 10).

Eigenartig ist der Bestand an Epiphyten: Am auffallendsten ist die auf den höchsten Kakteenästen wachsende *Tillandsia flexuosa* (Nr. 14), während die weit verbreitete *Tillandsia recurva* alle Schichten des Bestandes als Wuchsorte ausnutzt und sogar auf aus dem Boden frei-erodierten Wurzeln wuchert. Krusten- und Strauchflechten, gelegentlich auch Laubflechten wachsen „verdächtig“ üppig auf den verschiedensten Trägerpflanzen und auf den Felsbrocken, die ab und zu den

einförmigen Sandboden durchbrechen. „Verdächtig" deshalb, weil ihr Gedeihen den Gedanken nahelegt, daß das Großklima trotz allem eine etwas weniger pessimale Pflanzendecke erlauben würde als die heutigen Kakteenwälder, die vor vier Jahrhunderten nach den Welserberichten noch nicht existiert haben. Brände und Ziegenweide können im Laufe der Zeit landweite Degenerationserscheinungen auslösen; der Flechtenbehang jedoch verrät andere Möglichkeiten.

Tab. 11. Blattkategorien von 34 Arten des Sukkulentenwaldes von Carora (Venezuela)

Nr.	Kategorien	%
	Größen:	
3	mesophyll	54
4	mikrophyll	18
5	nanophyll	6
7	aphyll	22
8	Rand (gez. od. gekerbt)	16
	Formen:	
10	Normalblatt	38
12	Langblatt	48
13	Grasblatt	14

Diversitätskennzahl: 272

Die Analyse der Vegetationsorgane bezieht sich auf 34 Arten, von denen in Abb. 100 nur die Blattypen dargestellt sind. Die Formen der Assimilationsflächen der Kakteenarten sind im Bisekt (Abb. 100/1–6 und 13) angedeutet und werden in Tab. 11 als „aphylle Pflanzen" angeführt. Tab. 11 zeigt die Verteilung der Blattkategorien: 24% sind mikrophyll oder kleiner, 37% sind Langblätter, und die graminoiden Blätter erreichen zum erstenmal unter den besprochenen Waldtypen über 10%. Auch der Prozentsatz der gezähnten Blattränder ist relativ hoch (16%). Insgesamt sind also nur 8 Blattkategorien unter den 34 Arten vertreten und die Diversitätszahl 272 deutet einen pessimumnahen Bestand an.

Mit den Sukkulentenbeständen ist unter den vorwiegend klimatisch bedingten Vegetationstypen der tropischen Tiefländer jene Formation erreicht, welche die Möglichkeit „Wald" gerade noch erfüllt. Nimmt die Trockenheit noch weiter zu, lösen Savannen und Halbwüsten die Wälder ab.

2.2.9 Der hochandine Niederwald (Sierra Nevada) (s. Tafel 7 gegenüber Seite 128)

In den europäischen Gebirgen ist die obere Waldgrenze (in den Alpen ± bei 1900 m) durch die abnehmende Temperatur bestimmt. Dabei kommt es nicht auf die Minima des Winters an, sondern auf die Minima der sommerlichen Vegetationszeit. Oberhalb der Grenze der geschlossenen Wälder folgt meist nicht unmittelbar



Abb. 101. Hochgebirgs-Niederwald (Laguna Coromoto, 3400 m, venezolanische Anden). Die flachen Kronen: *Escallonia tortuosa* (*Sacifragaceae*); die Büschelkronen: Die Composite *Stevia lucida*; die dunklen Zweige: Die Rosacee *Polylepis sericea*.

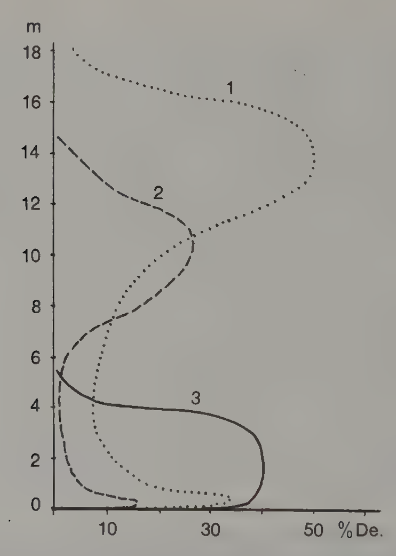


Abb. 102. Schichtdiagramme hochandiner Waldtypen. 1. Montaner Nebelwald an seiner oberen Grenze (ca. 3300 m); 2. *Polylepis*-Bestand auf Bergschutthalde, 4200 m; 3. Niederwald (Chirivital) 3400 m.

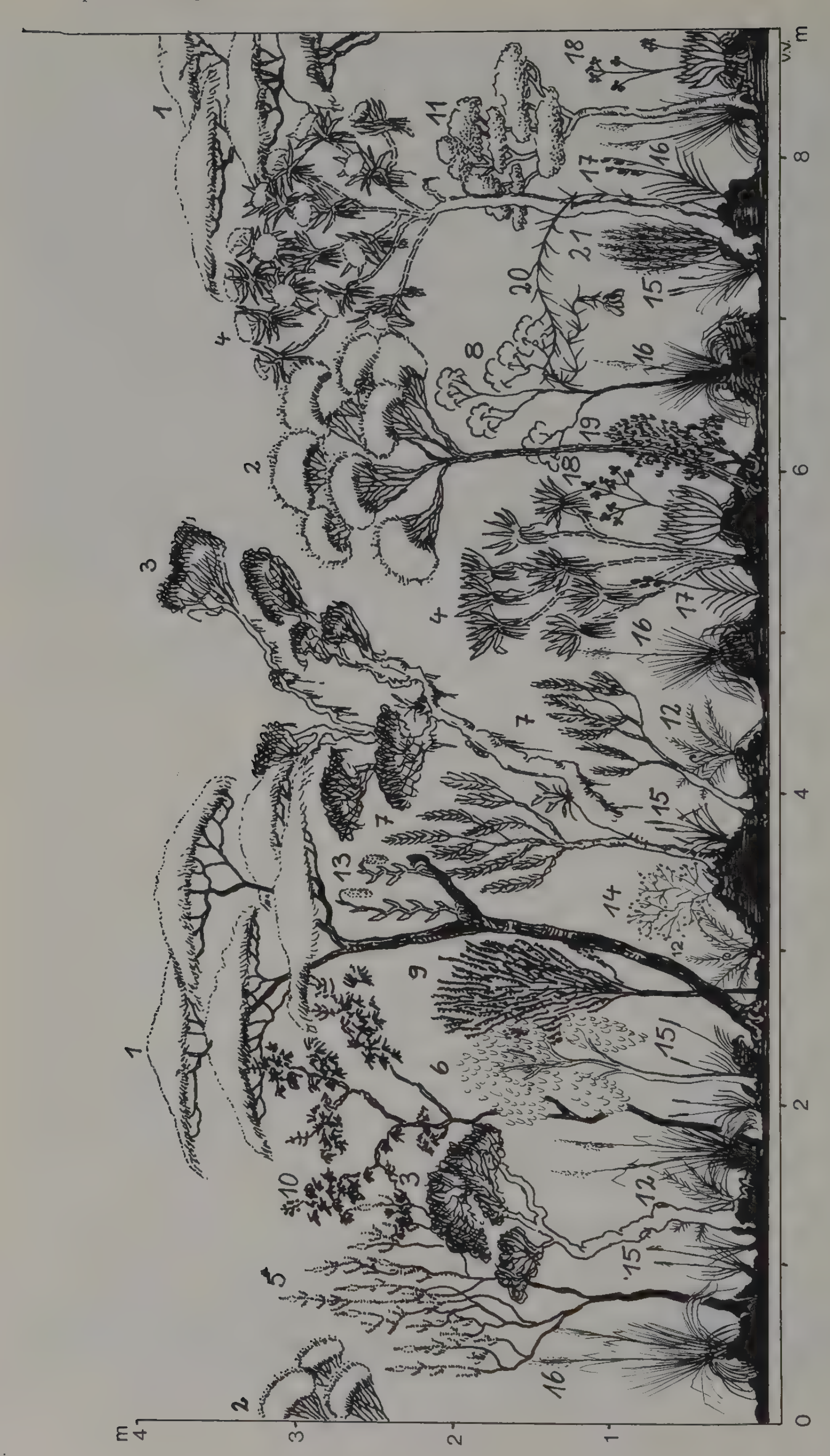
die baum- und gehölzfreie Stufe, sondern ein breiter Gürtel von Sträuchern *(Pinus montana* auf Kalk, *Alnus viridis* auf Silikatgestein, *Betula*-Arten im hohen Norden), die hier deshalb überleben, weil sie während der kältesten Monate eine hohe Schneedecke schützt. Wo einzelne Bäume im Krummholzgürtel über die Schneedecke hinauswachsen, bilden sie groteske Wetterformen.

In tropischen Gebirgen reicht der zonal bedingte Nebelwald etwa 1000–2200 m höher hinauf als die Wälder in den Alpen. Als Beispiele: Am Kilimandjaro, Ostafrika bis 3100 m, in Malaysia bis 3600 m, im nördlichen Südamerika bis 4000 m. Die obersten Gürtel des Nebelwaldes sind immer artenärmer als die der tieferen Lagen. Auch bildet sich hier manchmal ein zweischichtiger Bestand aus, dessen Kronenschicht über einem fast leeren Waldraum ausgebreitet ist; erst die Feldschicht ist wieder dichter und vor allem von Stauden und Kräutern gebildet (Abb. 102 Kurve 1). An der oberen Grenze dieses verarmten Nebelwaldes beginnen entweder die baumlosen hochandinen Vegetationsdecken, die sog. Páramos, oder es schließt sich ein Niederwald an. Häufig ist solch ein Niederwald deutlich vom Nebelwald getrennt: Eine Waldinsel *über* den Wäldern!

Dieser Niederwald wird von den Andenbewohnern Venezuelas sogar besonders benannt: Es ist das „Chirivitál" (spr. Tschirrivitál), das nicht etwa eine verarmte Fazies der obersten Nebelwälder darstellt, sondern eine Formation für sich bildet (LAMPRECHT und VEILLON). Der Artenspiegel des Chirivitals ist im großen und ganzen eigenständig, obwohl natürlich einzelne Elemente der Páramos und des Nebelwaldes in ihm auftreten. Gegenüber dem obersten Gürtel der Nebelwälder ist das Chirivital nicht nur artenreicher, sondern auch reicher an Lebensformen und von einem viel komplizierteren Gefüge, von dem der Bisekt (Abb. 103) nur eine Andeutung geben kann. Die Kronenschicht ist meist unter 5 m hoch, und ihr Laub ist so tief angesetzt, daß sie in mannigfaltiger Weise mit der reich bestückten Strauch- und Staudenschicht verzahnt ist. Diese wieder geht in die je nach den Licht- und Bodenverhältnissen stark wechselnde Feldschicht über.

Die Bäume zeigen sehr verschiedenen Habitus: Weitausladende Schirmkronen (Abb. 103/1), aus dichten Astballen geformte Teilkronen (Nr. 2), kandelaberartige und ganz unregelmäßige Verzweigung (Nr. 3) kommen vor. Sträucher, wie etwa der „Funkensprüher" *(Chaetolepis lindeana)* bilden oft kleine Baumformen. Und Bäume, wie *Espeletia humbertii* und *neriifolia,* nähern sich durch basitone Verzweigung der Strauchform (Nr. 4). In der Feldschicht wachsen an lichten Stellen Horstgräser (Nr. 16), verschiedene Stauden, aufrechte und niederliegende Kräuter, Farne, Moose und Flechten. Orchideen, Piperaceen und Farne sind als Epiphyten zwar häufig, der Hauptbehang der Bäume wird aber von Lebermoosen und Laubmoosen sowie Flechten gebildet. Die Lianen fehlen auf große Strecken hin. Immerhin begegnet man manchmal der kletternden Amaryllidacee *Bomarea crassifolia,* die durch feuerrote Blüten- und Fruchtstände auffällt. H. HUBER (1973) erwähnt auch *Valeriana clematitis* und *Cynanchum* spec. als Kletterpflanzen des Chirivitáls.

Meteorologische Stationen gibt es zur Zeit in der Nähe von Chirivitales keine. Nach der Meereshöhe und der meist geschützten Lage der Bestände muß mit einem Jahresmittel von etwa 7 °C, gelegentlichen Frösten, kurzer Trockenzeit und einem Jahresniederschlag von rund 2000 mm gerechnet werden. Die Böden sind humus- und feinerdereich. Auch hochmoorartige Bodenunterlagen mit Andeutungen von Bulten und Schlenken (Abb. 104) kommen vor.

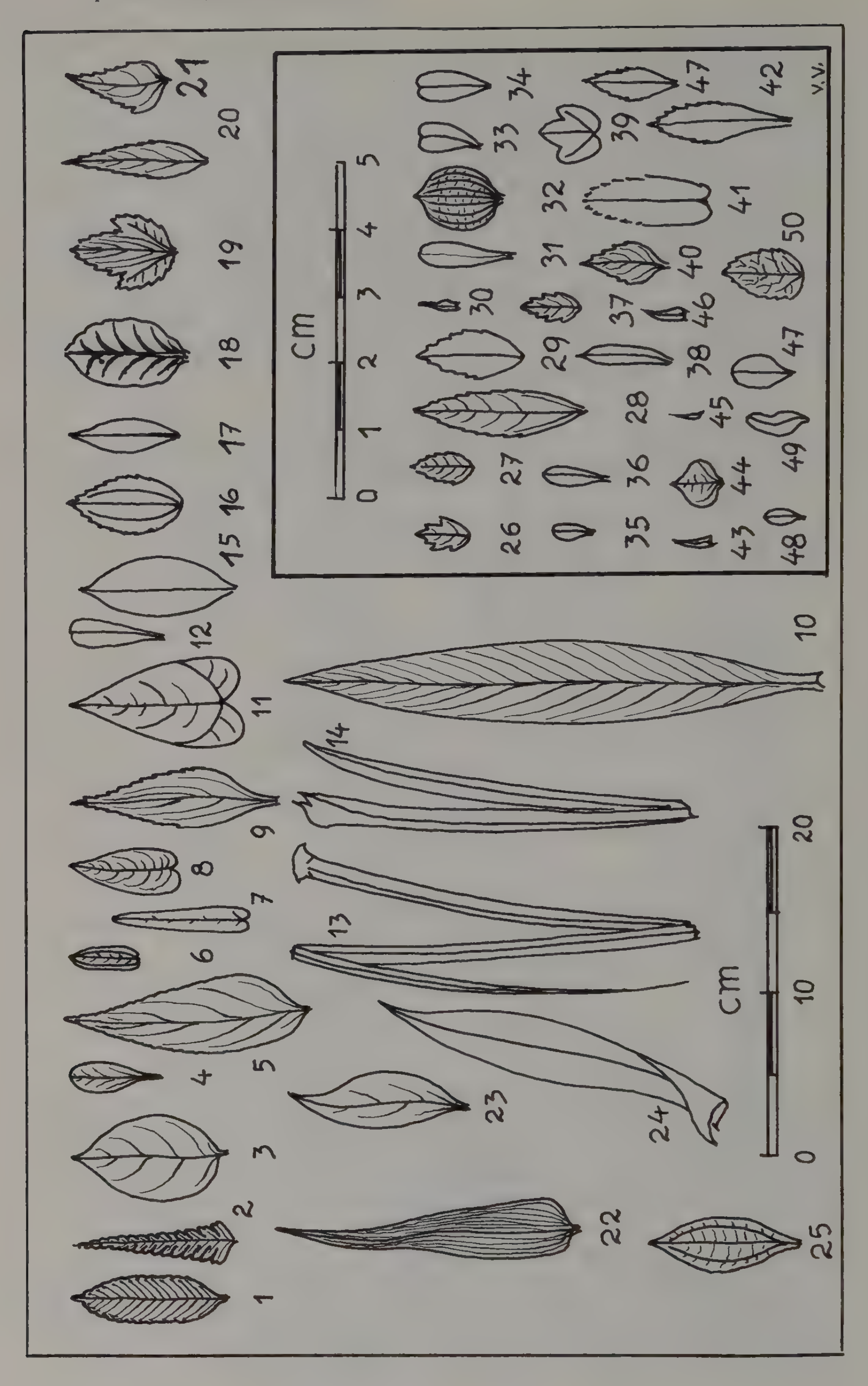

m
4
3
2
1
0
2
4
6
8
v.v. m
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21

Die Blattanalyse (Abb. 104, Tab. 12) zeigt den höchsten Prozentsatz an kleinen Blättern (mikro- bis leptophylle insgesamt 72%!), den man in venezolanischen Wäldern feststellen kann. Auch der Anteil an gezähnten Blatträndern (36%) ist gegenüber allen anderen Waldtypen maximal. Im ganzen nähert sich das Vegetationsbild merklich dem von Wald- und Gebüschformationen, das man jenseits der Wendekreise zu sehen gewohnt ist. Diese Ähnlichkeit besteht auch in der Taxonomie der beteiligten Sippen: Von den 30 Familien, die zum Artenbestand der Chirivitales beisteuern, kommen 18 Familien auch extratropisch vor. Wenn man aus dem Niederwald auf den freien Páramo hinaustritt, verstärkt sich diese Ähnlichkeit noch mehr. Auch kommt man in diesen hohen Lagen schon eher mit den aus Europa und Nordamerika gewohnten Methoden der Vegetationsanalyse aus und kann hier meist auf spezifisch tropische Verfahrensweisen, wie sie bisher angewendet wurden, verzichten.

Tab. 12. Blattkategorien von 50 Arten des hochandinen Niederwaldes (Chirivitál) der Sierra Nevada de Mérida; Laguna Coromoto, 3400 m)

Nr.	Kategorien	%
	Größen:	
3	mesophyll	28
4	mikrophyll	38
5	nanophyll	26
6	leptophyll	8
	Rand (gez. od. gekerbt)	36
	Formen:	
10	Normalblatt	56
12	Langblatt	30
13	Graminoides Blatt	4
16	Vollflächenblatt	10
	Diversitätskennzahl: 450	

Abb. 103. Bisekt des hochandinen Niederwaldes (Chirivital) der Sierra Nevada de Mérida (Region der Laguna Coromoto, 3400 m). 1. *Escallonia myrtilloides* (Saxifragaceae), 2. *Diplostephium venezuelense* (Compositae), 3. *Polylepis sericea* (Rosaceae), 4. *Espeletia humbertii* (Compositae), 5. *Aragoa lucidula* (Scrophulariaceae), 6. *Vallea stipularis* (Elaeocarpaceae), 7. *Gynoxis meridana* (Compositae), 8. *Hesperomeles languinosa* (Rosaceae), 9. *Vaccinium floribundum* (Ericaceae), 10. *Oreopanax horquetero* (Araliaceae), 11. *Weinmannia fagaroides* (Cunoniaceae), 12. *Dryopteris paleaceae* (Aspidiaceae), 13. *Epidendron klotzschianum* (epiphytisch!), 14. *Thalictrum podocarpum* (Ranunculaceae), 15. *Uncinia hamata* (Cyperaceae), 16. *Cortaderia nitida* (Gramineae), 17. *Orthrosanthus chimborassensis* (Iridaceae), 18. *Espeletia schultzii* (Compositae), 19. *Ribes andicola* (Saxifragaceae), 20. *Bomarea crassifolia* (Amaryllidaceae), Liane! 21. *Arcythophyllum nitidum* (Rubiaceae).


cm
0
10
20
cm
0
1
2
3
4
5
v.V.

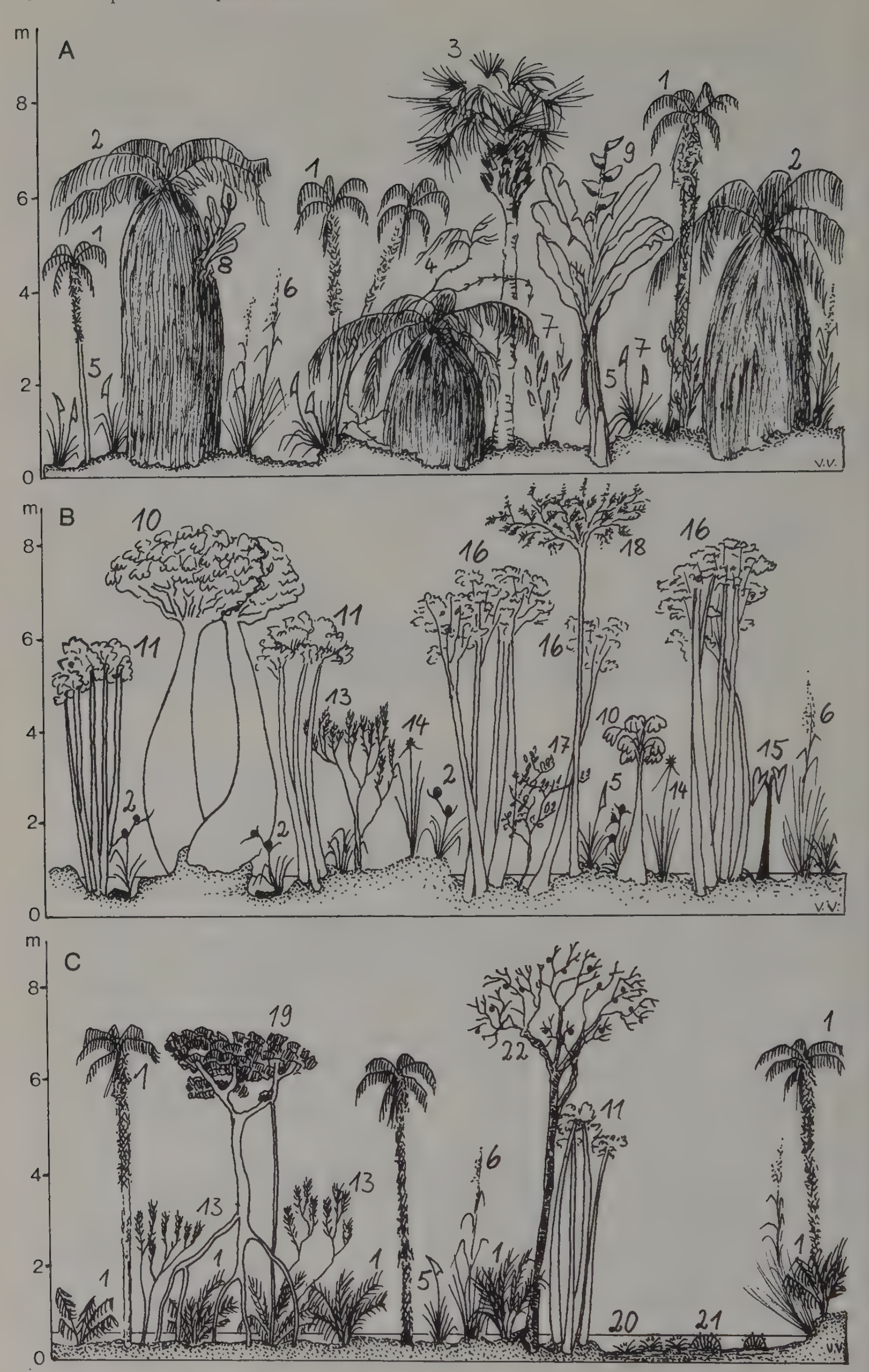
Eine stark verarmte Fazies des Chirivitál ist der reine *Polylepis*-Wald: Die Baumschicht ist höher und extrem artenarm; ebenso kann man kaum von einer Strauch- oder Feldschicht sprechen. Den Boden bedecken nur Moose, diese allerdings in seltener Üppigkeit. Solch „*Polylepidetum purum*" wächst nur auf alten Blockhalden. Walter (1975) hat dieses *Polylepidetum* eingehend geschildert und auf Kaltluft-durchströmte Blockhalden zurückgeführt. Das Schichtdiagramm (Abb. 101, Kurve 2) wiederholt weitgehend – nur in verkleinertem Maßstabe – jenes der obersten Nebelwälder (Kurve 1), während der sinus-kurvenartige Verlauf der Kurven des Chirivitál (Kurve 3) das Fehlen der Lücke zwischen Kronenschicht und Unterwuchs andeutet. Siehe auch Tafel 7 gegenüber Seite 128.

Zufällig liegen die meisten Standorte des *Polylepidetum purum* in der Nähe von oft begangenen Bergwegen und sind deshalb viel besser bekannt und bearbeitet als die Chirivitales. Diese finden sich in abgelegenen Talmulden der Hochanden viel häufiger und sind nicht an Geröllhalden gebunden, sondern stocken auf sehr verschieden gebildeten Sand- und Humusböden. Wo menschliche Eingriffe durch Zufahrtswege leichthin möglich waren, sind sie fast überall verdrängt worden. Man könnte nach der Verbreitung der beiden hochandinen Waldtypen eher einen früher geschlossenen obersten Waldgürtel vom Typ der Chirivitales annehmen, als einen Gürtel, der an Felssturzgebiete und Geröllhalden gebundenen reinen Polylepiswälder.

Die Frage nach der charakteristischen Artenzahl der Chirivitales ist nicht ohne weiteres klarzustellen. Unsere Blattanalysen und der Bisekt beziehen sich auf einen ganz besonders reichen Bestand in der Nähe der Laguna Coromoto (3400 m) der Sierra Nevada von Mérida. Dort kommen 50 Arten und 9 Blattkategorien vor, so daß die Diversitätskennzahl 450 ist. Beim Vergleich zahlreicher Bestände aus

---

Abb. 104. Blattanalyse des hochandinen Niederwaldes (Chirivitál) der Sierra Nevada de Mérida (Region der Laguna Coromoto, 3400 m). 1. *Elaphoglossum lindenii* (Acrostichaceae), 2. *Dryopteris paleacea* (Aspidiaceae), 3. *Oreopanax horquetero* (Araliaceae), 4. *Berberis truxillensis* (Berberidaceae), 5. *Siphocampelus lanchonis* (Lobeliaceae), 6. *Diplostephium venezuelense* (Compositae), 7. *Gynoxis meridana*, 8. *G. violacea*, 9. *Senecio greenmannianus*, 10. *Espeletia neriifolia* und *humbertii*, 11. *Vellea stipularis* (Elaeocarpaceae), 12. *Bejaria aestuans* (Ericaceae), 13. *Cortaderia nitida* (Gramineae), 14. *Orthrosanthus chimborassensis* (Iridaceae), 15. *Gaiadedron tagua* (Loranthaceae), 16. *Miconia andina* (Melastomaceae), 17. *Grammadenia alpina* (Myrsinaceae), 18. *Hesperomeles lanuginosa* (Rosaceae), 19. *Ribes andicola* (Saxifragaceae), 20. *Calceolaria nivalis* (Scrophulariaceae), 21. *Valeriana tenella* (Valerianaceae), 22. *Bomeria* spec. (Amaryllidaceae), 23. *Fuchisa tilletiana* (Onagraceae), 24. *Epidendrum klotzschianum* (Orchidaceae), 25. *Miconia jahnii* (Melastomaceae). Die folgenden Blätter in größerem Maßstab: 26. *Weinmannia fagarioides* (Cunoniaceae), 27. *Vaccinium floribundum* (Ericaceae), 28. V. meridionale, 29. *Gaultheria* spec., 30. *Hypericum laricifolium* (Guttiferae), 31. *Dendrophthora lindeniana* (Loranthaceae), 32. *Miconia chionophylla* (Melastomaceae), 33. *Eugenia triquetra* (Myrtaceae), 34. *Rapanea dependens* (Myrsinaceae), 35. *Peperomia microphylla* (Piperaceae), 36. *P. vareschii*, 37. *Senecio pachypus* (Compositae), 38. *Monnina densa* (Polygalaceae), 39. *Thalictrum podocarpum* (Ranunculaceae), 40. *Hesperomeles pernettioides* (Rosaceae), 41. *Polylepis sericea* (Rosaceae), 42. *Escallonia myrtilloides* (Saxifragaceae), 43. *Arcytophyllum nitidum* (Rubiaceae), 44. *Nertera depressa*, 45. *Aragoa lucidula* (Scrophulariaceae), 46. *A. cupressina*, 47. *Valeriana phylicoides* (Valerianaceae), 48, 49 nicht bestimmt, 50. *Symplocus tamana* (Symplocaceae).


A
B
C
m
0
2
4
6
8
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
V.V.

allen drei Andenstaaten (Mérida, Trujillo, Tachira) zeigt sich, daß die *typische* Artenzahl des Chirivitál viel niedriger anzusetzen ist – etwa um 35 herum. Auch kommen manchmal nur 8 Blattkategorien vor. Die Kennzahl des Durchschnitts-chirivitál ist also etwa 280 und die des *Polylepidetum purum* nur mehr 90 (15 Arten, 6 Blattkategorien). Die herabgesetzte Diversität zeigt, daß die Wälder hier durch orographisch bedingte Faktoren ihrem endgültigen Pessimum nahe sind. Bei weiterer Umwelterschwernis degradieren sie zu einer niederen Gebüschformation, schließlich zur hochandinen Páramovegetation (s. Seite 212) oder zur meist anthropogenen Bergsavanne. Auch in den Tiefländern gibt es Waldgrenzen und kümmerliche Waldformationen: Dort setzen die Schwarzwasserwälder auf Grund edaphischer Hemmungen und die Mangrovenwälder durch ihre versalzten Standorte die pessimalen Endpunkte für die Vegetationsform des Waldes.

2.2.10 **Der Schwarzwasserwald** (s. Tafel 5 gegenüber Seite 112)

In tropischen Tiefländern durchdringen sich sogenannte Weißwasser- und Schwarzwassergebiete. Die meisten großen Ströme der äquatorialen Zonen führen Weißwasser. Auch die Flüsse und Bäche ihrer Einzugsgebiete sind meist von heller Farbe. Je nach dem Großklima entfaltet sich in den weiten Becken, die sie entwässern, der Regenwald und alle anderen Vegetationsformen bis zum trockenkahlen Wald und der Savanne. Flora, Fauna und Landbau sind in diesen Flußgebieten gleichförmig abgestimmt. Wer in wochenlangen Flußfahrten diese Landschaft durchreist, erwartet bald keine Überraschungen mehr, bis er – fast immer ganz unvermittelt – in ein Schwarzwassergebiet gerät: Er findet sich dann in einer völlig andern tropischen Welt als der gewohnten. Die tief-teebraune Färbung des Wassers ist nur ein erstes Anzeichen dafür, daß sich alles Elementare dieser Landschaft ins Unvergleichbare heraushebt. Die groteske Fremdartigkeit der Pflanzendecke, wie sie die drei Bisekte (Abb. 105 A, B, C) andeuten, ist nur erklärlich, wenn man eine gründliche Umstellung wichtiger Umweltfaktoren voraussetzt, eine Umstellung, für welche die Farbe des Fluß- oder Cañowassers nur ein an sich unwesentliches Kennmal abgibt.

Weißwasser ist „normales“ Flußwasser, das aus vielen Quellen gespeist wird und durch suspendierte Partikel getrübt ist. Senkt man die weiße, 20 cm im Durchmesser betragende Sichtscheibe der Limnologen beispielsweise in das Orinocowasser – der Orinoco ist ein typischer Weißwasserstrom –, so ist sie in 60 cm Tiefe nicht mehr auszumachen. Im echten Schwarzwasser kann man dieselbe

---

Abb. 105. Drei Bisekte des Schwarzwasserwaldes vom Caño Monomi, Territorio Amazonas (100 m): A, B, C sind Beispiele bei immer höherem Wasserspiegel. 1. *Leopoldinia pulchra* (Palmae), 2. *L. piassava*, 3. *Mauritia armata*, 4. *Desmoncus horridus*, 5. *Spathanthus bicolor* (Rapataceae), 6. *Rhynchospora* cf. *corymbosa* (Cyperaceae), 7. *Maranta arundinacea* (Marantaceae), 8. *Anthurium* spec. (Araceae), 9. *Ravenala guianensis* (Musaceae), 10. *Pachira aquatica* (Bombacaceae), 11. *Malouetia glandulifera* (Apocynaceae), 12. *Thurnia polycephala* (Thurniaceae), 13. *Macairea stylosa* (Melastomaceae), 14. *Cephalostemon affinis* (Rapataceae), 15. *Montrichardia arborescens* (Araceae), 16. *Ambelania laxa* (Apocynaceae), 17. *Tococa ciliata* (Melastomaceae), 18, *Tachigalia cavipes* (Caesalpiniaceae), 19. *Clusia amazonica* (Guttiferae), 20. *Dichronema acaulis* (Cyperaceae), 21. Eriocaulaceae gen., 22. *Eschweileria rigida* (Lecythidiaceae).

Scheibe trotz der dunklen Farbe bis 3 m Tiefe hinab noch gut sehen: Das ist begreiflich, da die färbenden Stoffe hier nicht in lichtzerstreuenden Partikeln, sondern in reiner Lösung auftreten.

Die meisten Schwarzwasser der Tropen entwässern jene riesigen Sumpfwälder, die in höheren Breiten durch Gras- und Seggensümpfe vertreten werden. In diesen Waldsümpfen entspricht den großen Laubkronen der Bäume ein enormes Wurzelsystem, das durch seine Atmung den Sauerstoff des Wassers und des Bodens derart verbraucht, daß es den humusbildenden Organismen nicht mehr möglich ist, Humusmoleküle normaler Art zu synthetisieren.

Echter Humus ist wasserunlöslich und bleibt daher im Boden der Weißwassergebiete erhalten. Weißwasserböden sind durch Humuspartikel braun bis schwärzlich, mindestens aber ockerfarben gebildet. Wo jedoch der Sauerstoffgehalt unter 3 mg pro Liter Bodenlösung absinkt, bilden sich nur noch die prähumiden Vorstufen des echten Humusmoleküls (Gessner 1961). Diese prähumiden Substanzen sind es, die das Schwarzwasser teebraun färben. Sie sind ein physiognomisches Anzeichen dafür, daß es sich um ein sauerstoffarmes, saures (pH 3,8–4,5) und elektrolytharmes Wasser handelt, das für die Pflanzen eine pessimumnahe Umwelt schafft: Hier ersticken sauerstoffbedürftige Gewächse, hier sinkt die elektrische Leitfähigkeit – die beim Weißwasser meist $18 \cdot 10^{-6}$ erreicht, auf $9 \cdot 10^{-6}$ und weniger herab; hier fehlen die Mückenlarven und die Fische und Reptilien, die letztendlich in ihrer Nahrungskette auf sie angewiesen sind. Hier sind die

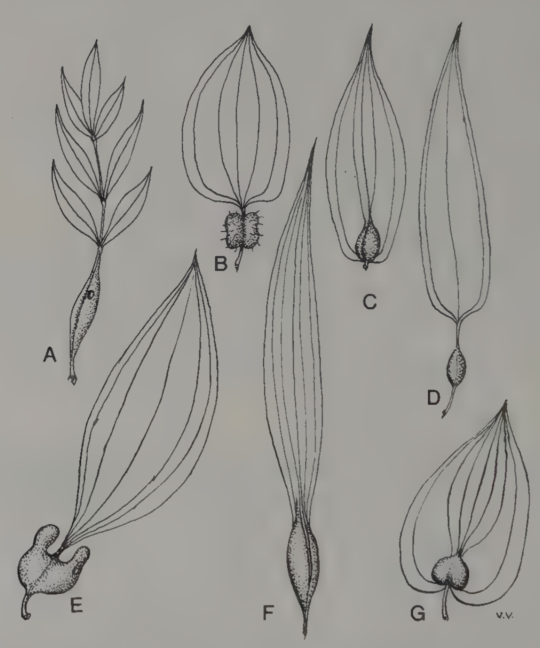


Abb. 106. Ameisenpflanzen der Schwarzwassergebiete der Guayana. A. *Tachygalia cavipes* (Caesalpiniaceae), B. *Tococa guyanensis*, C. *Myrmidone macrosperma*, D. *Tococa bulbifera*, E. *Tococa macrophysca*, F. *Tococa lancifolia*, G. *Tococa cordata* (B–G. Melastomaceae).



Abb. 107. Typischer Schwarzwasser-Niederwald: Auf schneeweißem Quarzsand oder in Spalten von Granitplatten die im Verhältnis zur Stammdicke sehr armblättrigen Laubkronen verschiedener Apocynaceen (*Malouetia glandulifera* etc.).

Endprodukte der Streuzersetzung wasserlöslich, so daß sie ins Grund- und Sumpfwasser abwandern und der Pflanzendecke verlorengehen. Der Boden bleibt als grobsandige, schneeweiße Silikatdecke zurück, als ein edaphisches System, dem die koloidalen Träger fehlen, um Nährionen zurück- und für die Pflanzenwurzeln bereitzuhalten. Die günstigen makroklimatischen Bedingungen kommen wegen der edaphischen Schranken nicht zum Zuge. So können nur ganz wenige Pflanzenarten die Schwarzwasserufer, -sümpfe und -sande besiedeln. Dabei kommen hier Pflanzensippen, die sonst im tropischen Tiefland nur eine nebensächliche Rolle spielen können, plötzlich zur Vorherrschaft, wie etwa in unserem Vegetationsbeispiel vom Caño Monomi die *Apocynaceae, Rapataceae* und *Thurniaceae.* Die Palmen sind reichlich vertreten, es sind jedoch andere Arten als in den Weißwassergebieten. *Leopoldinia pulchra* (Abb. 106/1) mit ihren kleinen Wedelschöpfen und dem sklerenchymatischen Netz alter Blattscheiden, die ihren Stamm einhüllen, ist die häufigste Art. *Leopoldinia piassava* (Nr. 2) umgibt ihren Stamm mit einem mächtigen Mantel von Fasern abgestorbener Wedel, auf dem einige der we-



Abb. 108. Die Rapatacee *Rapatea paludosa*, eine der vielen außerhalb der Schwarzwassergebiete seltenen Guayanapflanzen.

nigen Epiphyten des Schwarzwasserwaldes Fuß fassen können: Orchideen, Araceen (Nr. 8), Zwergformen des Farnes *Schizaea elegans* (VARESCHI 1968) und Moose.

Wo der Boden jahrelang überschwemmt bleibt, ergibt sich nur in großen Zeitabständen eine Möglichkeit der Samenkeimung: Die Folge ist, daß die vorhandenen Individuen mancher Arten auf weite Strecken hin gleichaltrig angetroffen werden. In Abb. 105 C erkennt man eine homogene, jüngere Generation von *Leopoldinia pulchra* im Stadium der Wedelrosette und daneben eine ältere von aufrechten Palmen, die beide je auf ein günstiges Keimjahr zurückgehen.

Andererseits sind weitverbreitete, euryözische Arten der Weißwasserwälder, wenn sie überhaupt hier eindringen können, nur in kümmerlichen Wuchsformen vertreten. So das „Urwaldschilf" *Maranta arundinacea* (Nr. 7) oder die sonst mehrere Meter hohe *Montrichardia arborescens* (Nr. 15).



Abb. 109. Für die Schwarzwassergebiete sind Kümmerformen sonst häufiger und üppiger Hochkräuter und Stauden typisch; hier *Montrichardia arborescens*, die an Weißwasserströmen bis 7 m hoch wird.

Auch die Bäume sind von ihrer eigenartigen Umwelt absonderlich geprägt: Die Stämme sind stark verdickt und die Laubkronen sehr blattarm. Während etwa in Mitteleuropa (nach KNUCHEL 1914) eine Buche von 37 cm Stammdurchmesser 119 000 Blätter und damit eine Assimilationsfläche von 285 m^2 hat, trägt eine *Mallouetia glandulifera* der venezolanischen Schwarzwasserzone von fast demselben Stammdurchmesser (35 cm) nur 1705 Blätter bei einer assimilierenden Oberfläche von 0,9 m^2. Auch die für viele *Bombacaceae* typischen Tonnenstämme tragen relativ dürftige Laubkronen (Nr. 10).

Das Tierleben der Schwarzwassergebiete ist sehr arten- und individuenarm. Daß Krokodile, Karibenfische und Moskitos fast völlig fehlen, hat schon Humboldt veranlaßt, die Schwarzwassergebiete als paradiesische Inseln der damals noch gefährlichen Tropenwälder zu loben (HUMBOLDT 1862). Auch Wasserschweine, Brüllaffen, ja sogar Vögel sind hier seltener als in Weißwassergebieten.



Abb. 110. Schwarzwassersumpfwald mit *Malouetia glandulifera*, der Bombacacee *Pachira aquatica* und der Lecythidacee *Eschweileria rigida*. Der Wuchsraum ist durch die enorme Dichte der Stämme und Wurzeln ausgezeichnet; die Laubkronen dagegen sind nur schwach entwickelt.

Nur die Ameisen, die hier nicht auf dem Boden, sondern in der Vegetationsdecke selbst leben, sind häufig (Abb. 106). Die Caesalpiniacee *Tachigalia cavipes* gibt ihnen in den hohlen Kammern ihrer verdickten Blattstiele und die Melastomaceen *(Tococa* u.a.m) in den großen Blasen ihres Blattgrundes Obdach und Brutstätten (Abb. 111)

Die Blattanalysen (Tab. 13, Abb. 112) zeigen ein Vorwiegen mittlerer Größenklassen (67%); sowohl sehr große wie sehr kleine Blätter fehlen fast ganz. Wegen der reichlich vorhandenen monokotylen Pflanzen erreicht der graminoide Typ 47% der Blattformen.

Bei einer Gesamtzahl von 30 Arten, die meist schon auf einem Minimiareal von nur 25 m^2 zu 90% vertreten sind, und den nur 8 Blattkategorien, gelangt man zu einer Diversitätskennzahl von 240, die ein Wald-Pessimum andeutet.

Außer aus großen Waldsümpfen können Schwarzwasser auch durch Podsolbildungen entstehen, wie KLINGE (1959), SIOLI und KLINGE (1965) aus dem Amazonasgebiet Brasiliens berichten. Für Venezuela habe ich gerade die extremsten Schwarzwasserflüsse (Rio Atacavi, Caño Monomi und Guarichi u.a.m.) auf eigenen Expeditionen bis in ihr Ursprungsgebiet verfolgt und dabei überall die geschilderten Waldsümpfe, aber niemals Schwarzwasserquellen gefunden. Schon HUM-

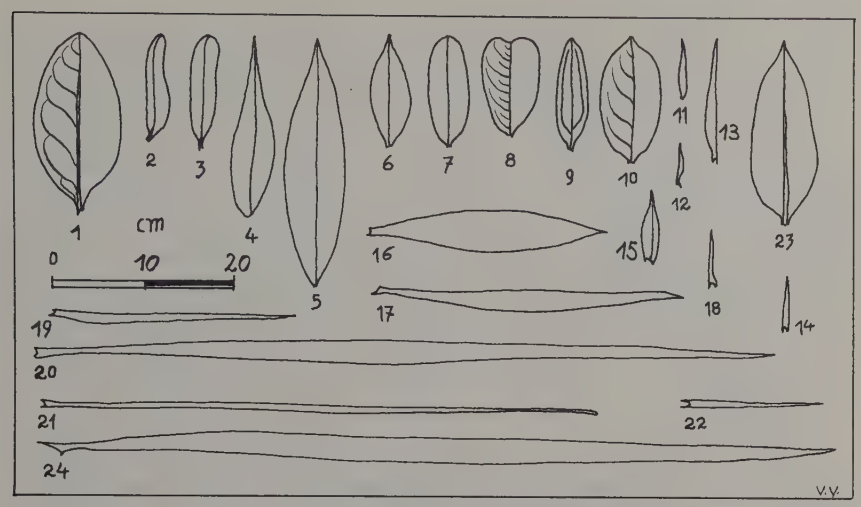


Abb. 111. Blattanalyse des Schwarzwasserwaldes vom Caño Monomi. 1. *Eschweileria rigida* (Lecythidaceae), 2. *Malouetia glandulifera* (Apocynaceae), 3. *M. virescens*, 4. *M. furfuracea*, 5. *M. tamaquarina*, 6. *Tachigalia cavipes* (Caesalpiniaceae), 7. *Ambellania laxa* (Apocynaceae), 8. *Retinophyllum secundiflorum* (Rubiaceae), 9. *Macairea stylosa* (Melastomaceae), 10. *Rudgea maipurensa* (Rubiaceae), 11. *Burmannia foliosa* (Burmanniaceae), 12. *Burmannia polygaloides*, 13. *Pagamaea pumila* (Gentianaceae), 14. Eriocaulaceae gen., 15. *Panicum gemuliferum* (Gramineae), 16. *Desmoncus horridus* (Palmae), 17. *Leopoldinia pulchra* (Palmae), 18. *Dichronema acaulis* (Cyperaceae), 19. *Rhynchospora* spec. (Cyperaceae), 20. *Thurnia polycephala* (Thurniaceae), 21. *Cephalostemon affinis* (Rapataceae), 22. Cyperaceae gen., 23. *Clusia amazonica* (Guttiferae), 24. *Leopolinia piassava* (Palmae).

Tab. 13. Blattkategorien von 30 Arten des extremen Schwarzwasserwaldes vom Caño Monomi (venezolanische Guayana)

Nr.	Kategorien	%
	Größen:	
2	makrophyll	4
3	mesophyll	67
4	mikrophyll	29
	Formen:	
10	Normalblatt	33
11	Regenwaldblatt	8
12	Langblatt	8
13	Grasblatt	47
16	Vollflächenblatt	4

Diversitätskennzahl: 240



Abb. 112. Verbreitung und ungefähre Zahl der Baum- und Straucharten der Mangrovenvegetation.

BOLDT fragt angesichts des Schwarzwasserphänomens provokativ: „Warum hat man niemals einen Fluß gefunden, der an seiner Quelle zu weiß und im untern Stück seines Laufes schwarz war?“ (HUMBOLDT 1862, V. pg. 49). Viele Fragen bodenkundlicher und vegetationskundlicher Art sind hier auch heute nicht eindeutig beantwortet.

Auch für die Schwarzwasserwälder gilt, daß sie bei weiterer Verschlechterung der Bedingungen zugrunde gehen. Kahle, weiße Sandflächen mit wenigen Arten von Kleinsträuchern (meist Melastomaceen und Apocynaceen) und wiesenartige Thurnia-Bestände oder seggenreiche Sümpfe lösen in diesem Falle die Schwarzwasserwälder ab. Ihre vielen Eigenheiten kausal auszuloten, ist eine der lohnendsten Aufgaben für Ökophysiologen, die entschlossen sind, in solche schwer zugänglichen Schwarzwassergebiete vorzudringen.

2.2.11 Der Mangrovenwald

Innerer Gürtel des Mangrovenwaldes (Mangroven-Mischwald)

Die Vorstellung eines Mangrovenbandes, das die tropischen Kontinente säumt, ist nur – hier gleichsam wörtlich – „cum grano salis“ richtig: Es fällt auf, daß dieser Saum auf weite Strecken hin fehlt, daß er an anderen Stellen in breiten Zonen die Strandlinien verwischt oder umspielt, daß er in Südasien und Insulinde von 19–26 Baum- und Straucharten, in Ostafrika von 8, in Amerika von nur 2–4, in Neuseeland, Südaustralien, am Roten Meer und in Südjapan nur aus einer einzigen Art gebildet wird (Abb. 112). Offensichtlich hat sich die Mangrovenvegetation nirgends so ungestört und während langer Erdzeiten entwickeln können, wie im Raum zwischen Malacca und Neuguinea. Es ist auch kein Zufall, daß in diesem Raum sechs Gattungen der *Rhizophoraceae* als *Inlandpflanzen* leben und damit belegen, daß dort der phylogenetische Stamm wurzelt, aus dem sich dann die Strandbäume dem Meere zu absetzten. In Amerika hat sich die Mangrovenvegetation höchstwahrscheinlich von weither und erst in später erdgeschichtlicher Zeit festgesetzt, und sie ist in allen Ländern, wo sie durch nur eine einzige Holzart vertreten ist, an ihrer Pessimumgrenze angekommen.

Die Bedingungen für die Bildung eines Mangrovengürtels sind ökologisch gut durchschaubar: Er entwickelt sich dort, wo das Meerwasser die edaphischen Bedingungen entscheidend beeinflußt, wo es zwar durch Ebbe und Flut, nicht aber durch groben Wellenschlag bewegt ist; und schließlich dort, wo niemals Frost auftritt. Das deutsche Wort „Gezeitenwald“ für Mangrovenvegetation ist demnach gerechtfertigt. Das Wort „Mangrove“ selbst hat zwei Wurzeln: Den hispanisierten Indio-Namen für *Rhizophora:* „Mangle“ und das englische „grove“ (Gehölz).

Die Physiognomie des Gezeitenwaldes hebt sich scharf von allen anderen Waldbildern ab. Schon Admiral Nearchos beschrieb anläßlich des Alexanderzuges nach Indien diese Vegetation: „An von der Flut erfaßten Inseln wachsen große Bäume . . . die zusammenstehen, wenn die Flut kommt . . . und sooft wieder Ebbe ist, ihre Wurzeln zeigen. Die Bäume erscheinen dann nach unten zu wie vom Meere angefressen und stehen vielfüßig auf ihren Wurzeln.“ Diese Schilderung bezieht sich offensichtlich auf *Rhizophora mucronata,* die heute noch am Westrand des indischen Subkontinents angetroffen wird. Die Gattung *Rhizophora* ist mit 8 in der Gezeitenzone lebende Arten pantropisch verbreitet. Dieses riesige Areal ist

leicht erklärlich: Der Standort, den die Mangrove bevorzugt, ist ja selbst weltweit verbreitet, und da seine Besiedlung eine hochgradige Spezialisierung der Lebensfunktionen voraussetzt, die bei keiner anderen Gattung so vollkommen ist, wie bei *Rhizophora,* gab es für die Ausbreitung der Gattung keine anderen Schranken als die oben angedeuteten Grundbedingungen. Dabei ist es sogar möglich, *Rhizophora*-Arten in salzfreien Medien – wenigstens einige Zeit – zu kultivieren! Es liegt also nahe, daß sie nur deshalb in Süßwassersümpfen fehlen, weil sie nur im Salzwassergebiet dem in Süßwassersümpfen bekanntlich ungemein aktiven Wettbewerb ausweichen können. Und wie *Rhizophora* sind wahrscheinlich auch die meisten ihrer Begleitbäume nicht obligate, sondern nur fakultative Halophyten. Von diesen wiederum gibt es Übergangsformen zu „Gelegenheitshalophyten", die sich unter Umständen den eigentlichen Gezeitenwäldern zugesellen, und im Unterwuchs dieser Wälder finden sich dann auch echte, obligate Halophyten – meist nur Kräuter und Stauden.

Es ist sehr schwierig, die Mangrovenzonen exakt abzugrenzen. Der Salzgehalt des Meerwassers bleibt zwar im großen weitgehend konstant; er läßt aber landeinwärts nicht etwa gesetzmäßig nach, sondern nimmt je nach den Umständen lokal stark zu oder ab, so daß ein Mosaik von Böden entsteht, die einen sehr verschiedenen Salzgehalt aufweisen: Da sind stark ausgesüßte Brackwasserlagunen, Flußmündungen mit ihrer Zufuhr von Süßwasser weit ins Meer hinaus; da sind aber auch Stellen, an denen Salzwasser verdunstet, so daß die Konzentration zunimmt – manchmal derart, daß die Erdoberfläche von pflanzenleeren Salzkrusten gebildet wird. Hier kommt dann auch das Großklima zum Zuge: Je humider die Gegend, desto mehr Salz geht mit der Beregnung ins Grundwasser. Wo dagegen die Evaporation stärker ist als der Niederschlag, sammeln sich die Salze an der Oberfläche, und die strandnahen Süßwasserlagunen versalzen – vor allem in der Trokkenzeit – trotz zeitweiser Zufuhr von Süßwasser aus dem Landesinnern. Auch das Mikrorelief des Küstenlandes spielt bei der Verteilung der Salze eine von Ort zu Ort wechselnde Rolle. Der „Mangrovengürtel" entpuppt sich so als ein kompliziertes Vegetationsmosaik, als ein Experiment der Natur, von dem der Ökologe das Zusammenspiel der widersprechendsten Faktoren und die funktionelle und pflanzensoziologische Reaktion fast wie von Laboratoriumsversuchen ablesen kann. Der Zu- und Abnahme des Salzgehalts in Wasser und Boden entspricht die Zu- und Abnahme der potentiellen osmotischen Drucke der verschiedenen Mangrovenarten (vgl. Larcher 1973). Je geringer der Salzgehalt und je reicher das floristische Angebot der Region, um so größer die Artenzahl und um so intensiver der Wettbewerb. Chapman (1974) rechnet dem Mangrovengürtel über hundert Pflanzenarten zu. In dem von Meijer und Vareschi in Borneo an der Kennedybucht untersuchten Bestand – eigentlich einem Bestandesmosaik – fanden sich 11 baumförmige und 12 strauchige Mangrovenpflanzen; Stauden und Kräuter fehlten. Im inneren Mangrovengürtel von Venezuela kommen an manchen Stellen bis zu 13 Baumarten und 15 strauchige, staudenartige und krautige Arten vor.

Nähert man sich dem Mangrovengürtel von Borneo vom Lande her, so steht man zunächst vor einem über zehn Meter hohen Bestand von *Pandanus*-Arten *(P. odoratissima, P. graminea* und *P.* spec.), die so dicht stehen, daß kein Unterwuchs aufkommt, der an sich – der Bodenbeschaffenheit nach – wohl noch möglich wäre. Beim Eindringen in den Mangrovendschungel beginnen dann bald die losen Schlickböden, auf denen außer den Jungpflanzen der Mangrove keine Kräuter

aufkommen können. Vor allem setzt sich dieser Teil aus *Rhizophora conjugata*, *Rh. mucronata* und *Bruguiera gymnorhiza* zusammen. Zwei weitere Rhizophoraceen-Arten, *Kandelia* und *Ceriops*, kommen nur gelegentlich, dann aber in größeren Flecken vor. Auf den Kniewurzeln und den Stützwurzeln dieser Arten klettern während der Ebbezeit Fische der Gattung der Schlammspringer *(Periophthalmus)* herum. Gegen das offene Meer zu wird der Baumbestand lockerer, und die Lythracee *Sonneratia acida* bildet ihre Buschinseln. Zuletzt gewinnt *Avicennia officinalis* die Oberhand; sie bildet hier den äußersten Mangrovengürtel, den wir unten behandeln. *Nipa*-Palmsümpfe und Flecken mit dem Salzwasserfarn *Acrostichum aureum* deuten weniger salzige Böden an. Beide können den inneren Mangrovengürtel auf weite Strecken hin unterbrechen.

Tab. 14. Blattkategorien von 23 Arten des Mangrovenmischwaldes von Sepilok (Sabah, Borneo)

Nr.	Kategorien	%
	Größen:	
2	makrophyll	3
3	mesophyll	97
	Rand (gez.)	17
	Formen:	
10	Normalblatt	92
12	Langblatt	5
13	Grasblatt	3
	Diversitätskennzahl: 138	

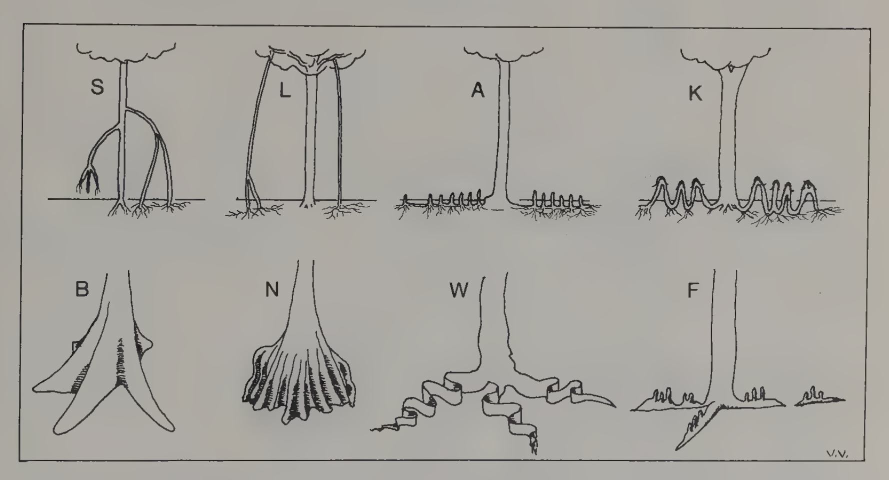


Abb. 113. Wuchsformen von Wurzeln der Mangrovenformation. S = Stützwurzeln, L = Luftwurzeln (Ankerwurzeln), A = Atemwurzeln, K = Kniewurzeln, B = Bretterwurzeln, N = Nischenwurzeln, W = Wimpelwurzeln, F = Fingerwurzeln (vgl. Tab. 15).

Tab. 15. Einige wichtige Arten der Gezeitenwälder, ihre Verbreitung und ihre Anpassungen an den Standort

Abkürzungen: o = östliche Mangrove (Afrika, Asien), w = westliche Mangrove (Amerika). Abkürzungen der Wurzelformen s. Abb. 112.
V = Viviparie (Keimungserleichterungen), – = gelegentliche oder wenig ausgebildete Eigenart, Zahl = Artenzahl der Gattung

			Wurzelformen
Rhizophoraceae	*Rhizophora* (8)	o, w	S, L
	mangle	o, w	S, L
	brevistylis	w	S
	mucronata	o	S, L
	conjugata	o	S, L
	Ceriops (2)		
	candolleana	o	A, K
	Bruguiera (6)		
	gymnorhiza	o	K, V
Combretaceae	*Laguncularia racemosa* (1)	o, w	A
	Lumnitzera (2)		
	littorea	o	A
Verbenaceae	*Avicennia* (11)		
	marina	o	A (K)
	germinans	w	A
	schaueriana	w	A
Lythraceae	*Sonneratia* (8)		
	caseolaris	o	A
Pandanaceae	*Pandanus* (630)		
	odoratissimus	S (L)	
Palmae	*Nipa fruticans*	o	
	Mauritia setigera	w	K
	Manicaria saccifera	w	(K)
Meliaceae	*Xylocarpus* (5)	o	A, W
	granatum	o	W
Polygonaceae	*Coccoloba uvifera*	w	(S)
Papilionaceae	*Pterocarpus draco*	w	N, B
Acanthaceae	*Acanthus* (30)		
	ilicifolius	o	S (V)
Myrsinaceae	*Aegiceras* (12)		
	corniculatum	o	V
Acrostichaceae	*Acrostichum* (1)		
	aureum	–	
Theaceae	*Pelliciera* (1)		
	rhizophorae	w	–

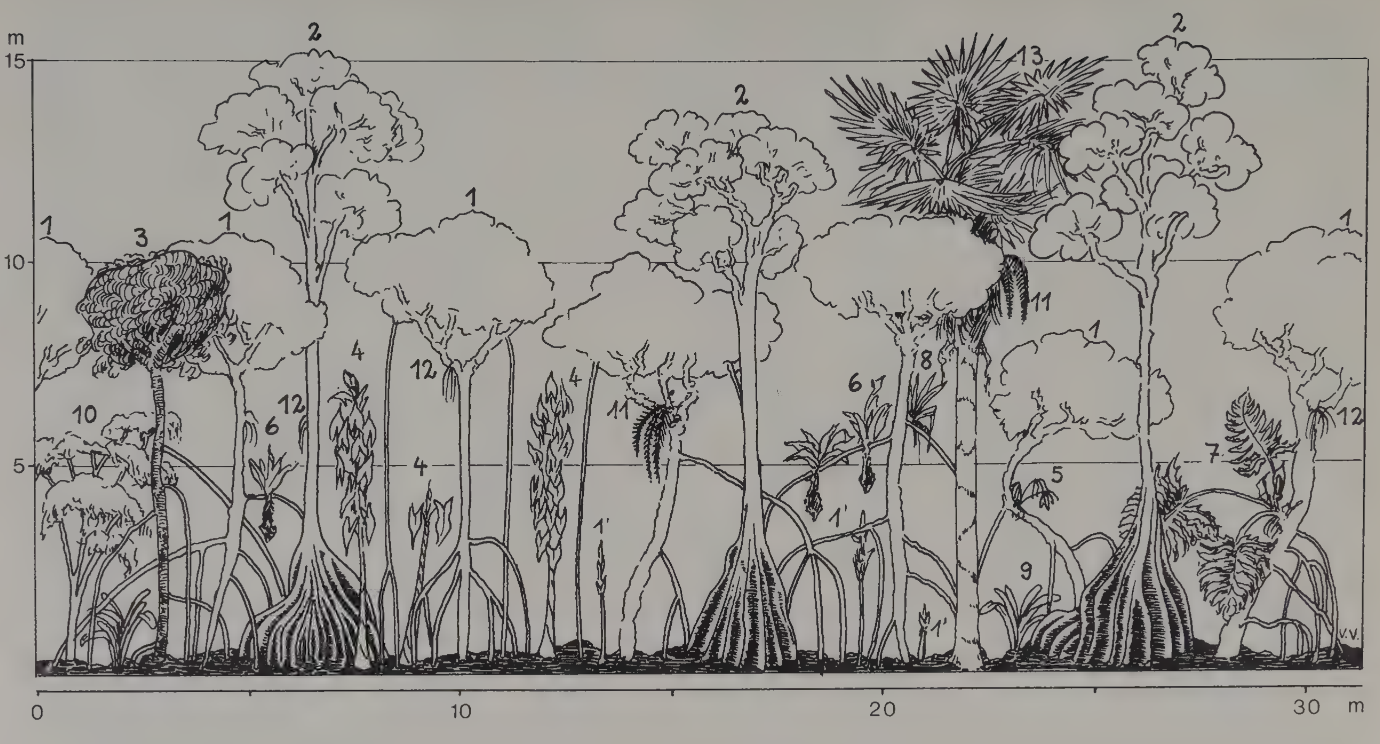
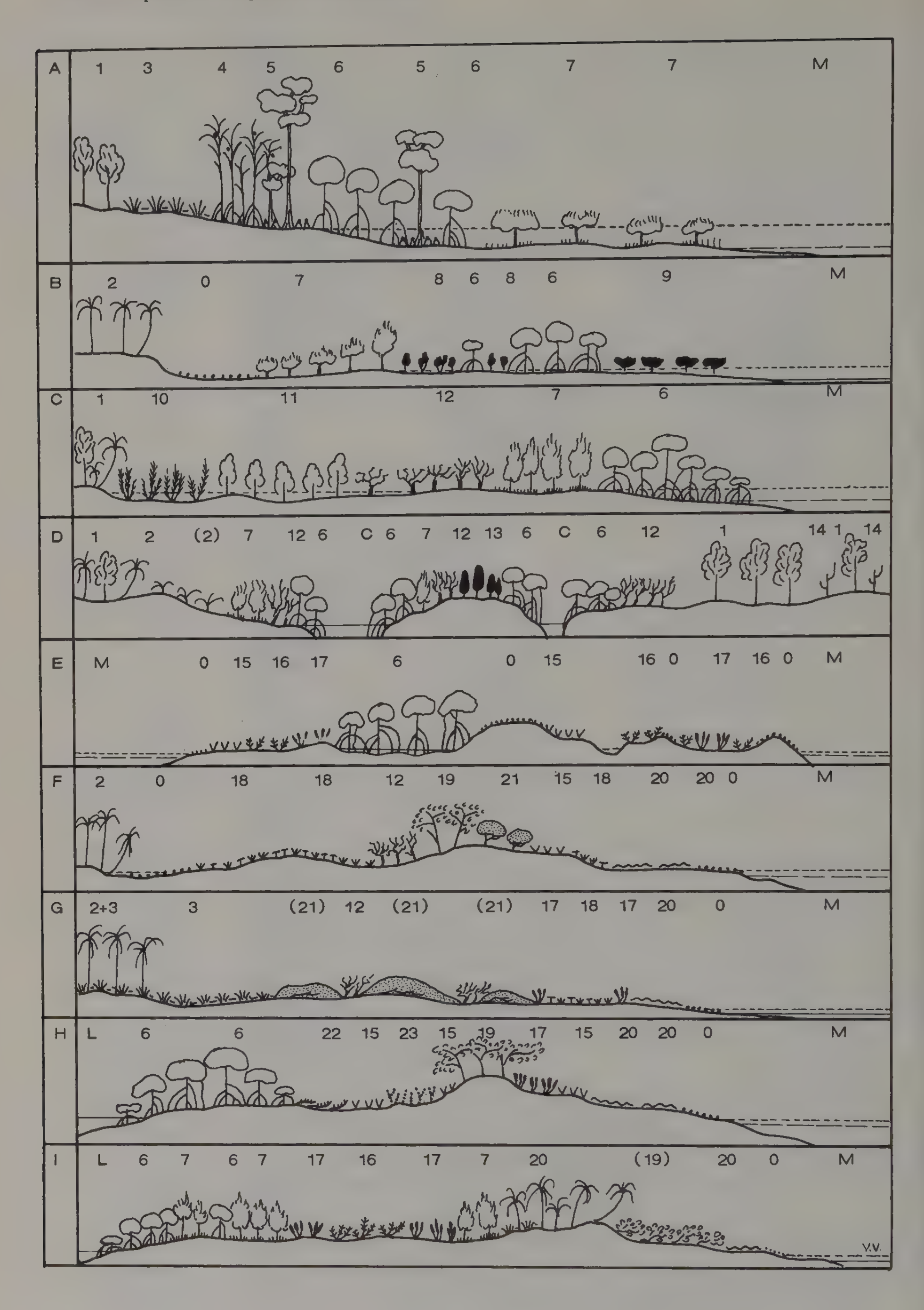


Abb. 114. Bisekt des inneren Gürtels der westlichen Mangrove bei Guanoco (Venezuela). 1. *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae), 2. *Pterocarpus draco* (Papilionaceae), 3. *Clusia* spec. (Guttiferae), 4–7. Araceae: 4. *Montrichardia arborescens*, 5. *Anthurium pentaphyllum*, 6. *Anthurium englerianum*, 7. *Philodendron laciniatum*, 8. *Polypodium phyllidítis* (Polypodiaceae), 9. *Clivia* cf. (Amaryllidaceae), 10. *Heterostemon mimosoides* (Mimosaceae), 11. *Nephrolepis biserrata*, 12. *Vittaria lineata* (Vittariaceae), 13. *Mauritia setigera* (Palmae).


A 1 3 4 5 6 5 6 7 7 M
B 2 0 7 8 6 8 6 9 M
C 1 10 11 12 7 6 M
D 1 2 (2) 7 12 6 C 6 7 12 13 6 C 6 12 1 14 1 14
E M 0 15 16 17 6 0 15 16 0 17 16 0 M
F 2 0 18 18 12 19 21 15 18 20 20 0 M
G 2+3 3 (21) 12 (21) (21) 17 18 17 20 0 M
H L 6 6 22 15 23 15 19 17 15 20 20 0 M
I L 6 7 6 7 17 16 17 7 20 (19) 20 0 M
V.V.

Die Blattanalyse (Tab. 14) ist hier weniger aufschlußreich als eine solche der verschiedenen Wurzel- und Keimungsformen. Die meisten Blätter sind ganzrandige Normalblätter der mittleren Größenklasse. Daneben fallen die makrophyllen Langblätter der Pandanusarten auf. Nur vier von den insgesamt 23 Arten besitzen eine Blattrandzähnung. So resultiert in diesem Mangrovenbestand eine Diversitätskennzahl von 138. Vergleichende Statistiken des Manglars von Ceylon ergaben 120 und von der Küste von Thailand 88. Also alle von derselben bescheidenen Größenordnung!

Die Zusammenstellung der Tab. 15 und Abb. 113 zeigen die wichtigsten Arten der Mangrove, ihre Familienzugehörigkeit und ihre besonders angepaßten Wurzeln. Die Tabelle macht auch einen Vergleich mit der westlichen Mangrove Amerikas möglich. Dabei ist nicht nur die oben erwähnte verschiedene floristische Ausstattung wichtig, sondern auch der ganz verschiedene Tidenhub: In Borneo ±5 Meter, in Venezuela nur etwa einen halben.

Als Beispiel für den westlichen Gezeitenwald ein Bestand aus dem bis 60 km breiten Mangrovengürtel nördlich der Orinocomündung bei Guanoco. Hier wurzeln die Mangroven auf flachem Schlickboden. Das Klima ist das typische feuchtheiße Tieflandklima der Äquatornähe. Der Tidenhub beträgt etwa 45 cm. Es gibt Gebiete, die ständig unter Wasser stehen und solche, die nur bei Sturmfluten Meerwasserzufuhr haben. Der Bisekt (Abb. 114) zeigt die Physiognomie eines schwach überschwemmten Waldes. Außer den drei echten Mangrovenbäumen *Rhizophora mangle, Avicennia germinans* und *Laguncularia racemosa* kommen noch folgende fakultativ halophytische Baumarten vor: *Podocarpus draco* (Nr. 2) mit seinen typischen Nischenwurzeln, *Mauritzia setigera* (Nr. 5); *Ficus angustifolia, Euterpe* spec., dann die Mimosaceen *Heterostemon mimosoides,* eine *Brownia*- und eine *Inga*-Art und die Gutifere *Clusia* spec. mit ganz ähnlichen Stützwurzeln, wie

---

Abb. 115. Östliche (Südasien, Ostafrika) und westliche (Südamerika) Mangrovenvegetation und Halophytenfluren.

Orte: A. Kennedy-Bay, Borneo (nach Meijer und Vareschi); B. Tanga, Ostafrika (nach Walter und Steiner); C. Itanhaém – Sao Paulo – Brasilien (nach Lamberti, vereinfacht); D. El Salvador (nach Lötschert); E. Insel Los Aves Barlovento, karibisches Meer (nach Vareschi); F. Strand bei Higuerote, Nord-Venezuela (nach Vareschi); G. Strand bei El Morro, Ost-Venezuela (nach Vareschi); H. Boca, Seca, zwischen Lagune und Meer (nach Vareschi); I. Tacarigua, zwischen Lagune und Meer (nach Vareschi). Abkürzungen: M = Meer, L = Lagune, C = Caño.

Pflanzen bzw. Pflanzengesellschaften: 1. Beginn der Inlandvegetation (natürlich oder gepflanzt), 2. Kokospalmenbestände (meist gepflanzt), 3. Cyperaceensavanne, 4. *Pandanus* spec., 5. *Bruguiera gymnorrhiza* (Rhizophoraceae), 6. *Rhizophora* spec., 7. *Avicennia* spec. (Verbenaceae), 8. *Cerios*-Gebüsch (Rhizophoraceae), 9. *Sonneratia* spec. (Lythraceae), 10. *Acrostichum aureum* (Acrostichaceae-Farne), 11. *Hibiscus* spec. (Malvaceae), 12. *Laguncularia racemosa* (Combretaceae), 13. *Conocarpus erectus* (Combretaceae), 14. *Cactaceae (Hilocereus), 15. Sporobulus virginicus* und *pyramidatis* (Gramineae), 16. *Batis maritima* (Batidaceae), 17. *Suriana maritima* (Simarubaceae, nach Gutzwiller Surianaceae), 18. *Egletes* und *Fimbristylis* (Compositae bzw. Cyperaceae), 19. *Coccoloba uvifera* (Polygonaceae), (19) dito strauchig, 20. *Ipomoea pes caprae + Canavallia maritima* (Convolvulaceae bzw. Papilionaceae), 21. *Hippomane mancinella* (Euphorbiaceae), (21) windgeformte Sträucher derselben Art, 22. *Sesuvium portulacastrum* (Aizoaceae), 23. *Euphorbia buxifolia* (Euphorbiaceae); 0 = vegetationslos, Sand oder Korallengrus.

Rhizophora, nur daß bei ihr die groben Atemlentizellen der echten Mangrove fehlen. Die Feldschicht fehlt fast ganz. Nur Keimpflanzen von *Rhizophora* (Nr. 1) und eine *Clivia*-Art (Nr. 9) treten regelmäßig auf. Die Lebensform der Hochkräuter ist durch prachtvolle Exemplare der Aracee *Montrichardia arborescens*, die hier bis 8 m hoch werden kann, vertreten. Sträucher fehlen völlig; der Standort ist offensichtlich für basitone Verzweigungsformen ungünstig. Auch Lianen sind selten. Da die wenigen Laubbäume alle ähnliche Blattformen und -größenklassen aufweisen (Ausnahmen: die Palmenarten), sind es die Epiphyten, deren vielerlei Blattformen und -größen die Diversitätskennzahl anheben. In dem im Bisekt dargestellten besonders üppigen Bestand kommen neben 12 Baumarten, einer Hochkrautart und zwei Lianen 16 (!) Epiphytenarten vor. Diesen 31 Arten entsprechen 8 Blattkategorien. Die Diversitätskennzahl (248) ist daher höher als die der an typischen Standortspezialisten viel reicheren östlichen Mangrovenwälder.

Als essentielle Grenzvegetation zwischen Meer und Land ist ein so ausgedehnter und gleichmäßiger Wald, wie der eben geschilderte, eher als Ausnahme zu betrachten. Der weitaus überwiegende Fall, daß die Mangrovenzonen besonders der westlichen Arten in schmalen Gürteln auftreten und mit den verschiedensten Halophytenfluren staudiger oder krautiger Art alternieren, ist in Abb. 115 vergleichend dargestellt. Die regelmäßige Gliederung nach Meeresnähe und Salzgehalt ist in den Beispielen aus Borneo (A), Tanga (B) und Brasilien (C) offensichtlich. Das Beispiel aus Salvador (D) zeigt, daß hier jeder einzelne Caño seine eigenen, schmalen Vegetationsgürtel besitzt. Dabei ist die „Knopfmangrove“ *(Conocarpus erectus)* auf ein Gelände oberhalb der regelmäßigen Flutgrenze beschränkt. Das gilt auch für die Gezeitenzonen Venezuelas und ist einer der Gründe, warum in unserer Karte (Abb. 112) für Venezuela nur drei Mangrovenbaumarten – statt, wie üblich vier – angegeben wurden. *Conocarpus* ist zwar eine typische Strandpflanze, ihr Optimum liegt aber nicht im eigentlichen Mangrovengürtel. Sie dringt dort nur gelegentlich ein, wie andere, ebenfalls nicht als Mangroven anzusprechende Baumarten auch (vgl. auch HNO. GINEZ 1960).

Die in Ost-West-Richtung langgestreckte Insel Las Aves de Barlovento (Abb. 115, E) zeigt ein etwa 150 m langes Querprofil in Richtung Nord-Süd. Die Randzonen bestehen aus Korallensand und Korallentrümmern, denen dann niedere Salzfluren folgen. Der Gezeitenwald besteht nur aus einer Art *(Rhizophora mangle)* und bleibt von den von Sturmwellen bedrohten Strandzonen abgesetzt.

Die Profile von Higuerote (F) und El Morro (G), beide aus Nordvenezuela, zeigen vor allem Salzfluren, die nur von einigen Streifen von *Laguncularia racemosa* als einziger Gehölzmangrove unterbrochen werden. Die Polygonacee *Coccolobium uviferum* und die Euphorbiacee *Hippomane mancinella* vertreten noch die Lebensform der Bäume, sind jedoch nur als Gelegenheitshalophyten anzusprechen.

Bei Boca Seca (H) und auf der Haff-Landzunge von Tacarigua (I) liegt die halophytische Vegetationszonierung zwischen dem Meere und der Binnenlagune. Der Gezeitenwald liegt hier nicht dem Meere zu, sondern er säumt die Ufer der Lagune. Die Meerseite ist sturmbedroht und die Lagune ganzjährig genügend salzreich, um die Konkurrenz von Land- und Sumpfpflanzen aus dem Binnenlande auszuschalten.

Artenzahlbestimmungen und Blattanalysen müßten sich in diesen mosaikartigen Pflanzendecken auf die einzelnen Elemente beziehen. Da es sich dabei meist um

pflanzensoziologische Einheiten von nur 1 bis höchstens 6 Arten mit nur wenigen Blattkategorien handelt, liegen die Diversitätszahlen in jedem einzelnen Falle weit unter 30. Der Meeresstrand ist der typische Standort für die Entstehung pessimumnaher Vegetationsformen.

Äußerer Gürtel des Mangrovenwaldes

Die Idee der ökologischen Reihe vom Optimum der Vegetation zu ihrem Pessimum kann immer nur an überprüfbaren Sonderfällen demonstriert werden. In unserer Übersicht begannen die Beispiele mit den Wolkenwäldern und ihren Diversitätskennzahlen um 20 000 herum und enden nun mit den niedersten Kennzahlen, die schon durch die Polylepiswälder an der obersten Grenze waldähnlicher Pflanzendecken der Anden erreicht wurden. Die Kennzahl „1" – also eine Pflanzendekke aus einer einzigen Art, die nur eine Kategorie von Blättern hervorbringt – wird in den Tropen am häufigsten durch die äußersten Vorposten der Landvegetation gegen das Meer zu erreicht: Die Strandstauden und -kräuter *Sesuvium portulacastrum, Batis maritima, Suriana maritima,* das meist allein lebende Gras *Sporobulus virginicus* und die einzigartige, unter dem Meerwasser ihren Lebenszyklus vollendende Blütenpflanze *Talassia testudinum* bilden Einartgesellschaften, die Tausende von Quadratmetern Ausdehnung erreichen können. Ab und zu mischt sich dann aber doch die eine oder andere Art einigen dieser Einartgesellschaften bei, so daß der Grenzwert „1" trotz aller Pessimumnähe nicht immer erreicht wird.



Abb. 116. *Rhizophora mangle* bildet die äußersten Vorposten des Mangrovengürtels (Honduras, Ostküste).



Abb. 117. *Avicennia* mit ihren Atemwurzeln als Pionierart gegen das offene Meer zu; vor allem in den altweltlichen Mangrovenbeständen.

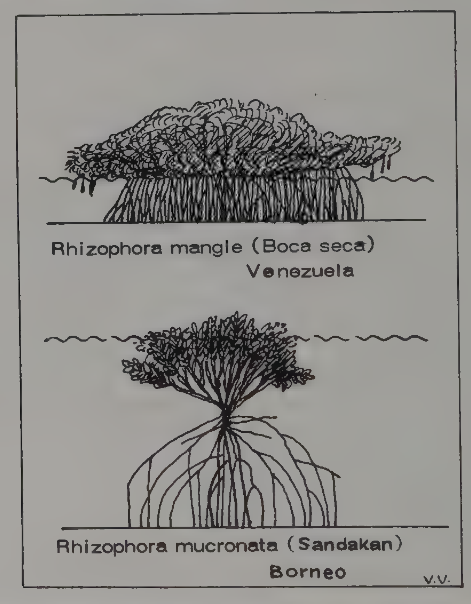


Abb. 118. Mangroven: Pioniervorkommen gegen das offene Meer zu. – Schlickboden, ~ obere Flutgrenze.

Das ist aber im äußersten Mangrovengürtel tatsächlich der Fall: Hier ist es eine einzige Mangrovenart, die als Pionier gegen das offene Meer zu auftritt. Es ist durchaus nicht immer dieselbe Art, sondern für verschiedene Regionen jeweils immer wieder eine andere: In der westlichen Region *Rhizophora mangle,* (Abb. 116) in der östlichen *Rhizophora mucronata* (Indien), *Avicennia marina* (Borneo, Abb. 117) oder *Sonneratia alba* (Afrika).

Der Habitus dieser Pionierpflanzen weicht stark von dem der Individuen derselben Art in den Mischwaldbeständen ab: Statt des bis 10 m hohen Baumes mit freiem Stamm und runder Laubkrone (vgl. Fig. 114 Nr. 1) erscheinen hier die flachen, auf einem Gehege dichter Stelzwurzeln ausgebreiteten Gebüschinseln, bei denen man meist nicht feststellen kann, ob es sich um ein einziges Pflanzenindividuum oder um eine Zusammenballung vieler handelt *(Rhizophora mangle,* Abb. 118). Bei *Rhizophora mucronata* im Golf von Sandakan (Borneo) handelt es sich zwar zweifellos nur um ein Individuum, das jedoch seiner Form nach ebenfalls stark von den im Mischwald hochgewachsenen Artgenossen abweicht: Die Stelzwurzeln sind breit ausladend gebildet, der Stamm ist stark verkürzt; eigentlich nur die kurze Zone, von der die Äste nach oben, die Stelzwurzeln nach unten ausstrahlen! Der Unterschied zwischen den beiden Wuchsformen der Pionierarten dürfte mit dem verschiedenen Tidenhub zusammenhängen: Die Unterseite der Laubkrone von *Rhizophora mangle* entspricht genau der oberen Flutgrenze im karibischen Meere, während *Rhizophora mucronata* im Pazifik fast bis zur Wipfelregion regelmäßig überflutet wird.

Auch die Stelzwurzeln selbst sind bei den Pionierpflanzen anders geartet als bei denen des Mangrovenmischwaldes. Sie sind dichter gestellt, enger verästelt und zeigen stärker vorgewölbte und zahlreichere Lentizellen. Diese Lentizellen sind für Gase, nicht aber für das Meerwasser durchlässig (Scholander 1955). Geraten sie zur Flutzeit unter die Wasseroberfläche, dann wird die Interzellularluft durch die Atmung immer ärmer an Sauerstoff, während das im Wasser lösliche Kohlendioxid durch die Lentizellen entweicht. Die Folge ist ein Unterdruck in den Geweben der Stütz- und Atemwurzeln, der bei Ebbe sehr vorteilhaft wird, weil dann die sauerstoffreiche Außenluft angesogen werden kann. Der Sauerstoffgehalt der Gewebe der Stützwurzeln schwankt periodisch mit den Gezeiten zwischen 10% gegen Ende der Flutzeit und über 20% gegen Ende der Ebbezeit (Gessner 1967). Ähnliche Gaswechselverhältnisse sind auch in den Blättern zu erwarten, die zeitweise überflutet bleiben, was besonders bei *Sonneratia-* und *Rhizophora-*Arten der östlichen Mangrove regelmäßig zutrifft.

Daß es sich beim äußersten Mangrovengürtel um typische Einartgesellschaften handelt, gilt nur für den Ausschluß aller andern Arten von Blütenpflanzen: Als Ökosystem betrachtet, sind die Mangroven reicher an begleitenden Lebewesen als manche üppige Inlandvegetation! Sie dienen Seevögeln als Auslugposten und – wo sie weit genug über die Flutgrenze hinausragen – als Nistplätze. Ihr Laub- und Wurzelwerk ist also nicht nur reich an den für Luftpflanzen schädlichen Meersalzen, sondern auch an nährenden Nitraten. Trotzdem siedeln sich hier keine epiphytischen Pflanzen an; es sei denn die Vorkeime von Flechten – sogenannte lichenoide Überzüge –, welche die Äste und Stämme bunt färben, jedoch meiner Beobachtung nach niemals fertile Thalli entwickeln.

Wo die Stelzwurzeln ständig untergetaucht bleiben, siedeln sich Rotalgen *(Bostrychia, Catanella* und *Caloglossa* [Gessner 1969]) an, und ganze Trauben von

Austern und anderem Getier hängen sich hier fest. Zwischen den Wurzeln laichen Fische und wachsen Schwärme von Jungfischen heran.

So ist der äußere Mangrovenschlag mit seinem pessimalen Diversitätsindex „1" als Landpflanze für sich allein, als Geschöpf des Meeres jedoch der Standort von Lebensgemeinschaften, der an die enorme Diversität der Unterwasserwelt der Korallenmeere heranreicht.

2.3 Die tropische Hochgebirgsvegetation (Páramos)

Der Vorschlag W. Domkes (1956), die tropischen Hochgebirgsformationen Amerikas und Afrikas unter dem Volksnamen „Páramovegetation" zusammenzufassen, ist sehr zu begrüßen. Die auffallende Übereinstimmung, die zwischen der Pflanzenwelt oberhalb der Waldgrenze Afrikas und Amerikas besteht, kommt in diesem gemeinsamen Namen zum Ausdruck. Da das Klima in allen tropischen Hochgebirgen viele gemeinsame Züge hat und die Pflanzendecke nicht nur floristisch, sondern auch physiognomisch erstaunlich konvergiert; da weiter die tropischen Hochgebirgsgürtel sich deutlich von denen der Alpen und des hohen Nordens mit ihrer langdauernden Schneedecke abheben, empfiehlt es sich, die hohen Tropenräume aller Kontinente einheitlich zu benennen. Den Vorschlag, dafür den Namen Páramogürtel *global* einzuführen, machte C. Troll (1959). Ich schließe mich diesem Vorschlag an und möchte ihn insofern erweitern, daß man auch die trockeneren Höhengürtel mit dem in Südamerika eingeführten Name „Puna",



Abb. 119. Obere Grenze der Espeletieta, verursacht durch Fließerden; Páramo de las Piedras Blancas, um 4600 m; venezolanische Anden.

ebenfalls in allen Kontinenten einheitlich benennt. Die Puna ist dann der in vielen tropischen Gebirgen vorhandene, von Gräsern und Cyperaceen beherrschte trokkenere Anteil, der Páramo der feuchtere eines und desselben Höhengürtels, der nach unten durch die Waldgrenze, nach oben durch die Grenze der geschlossenen Vegetationsflecken bezeichnet ist. Darüber käme dann der allen Hochgebirgen der Erde gemeinsame nivale Gürtel, in dem von einer weithin geschlossenen Pflanzendecke nicht mehr gesprochen werden kann: Hier wachsen die Pflanzenindividuen einzeln oder in kleinen Gruppen in ökologisch günstigen Nischen bis hinauf zur Ewigschneegrenze und in günstigen Lagen auch noch darüber hinaus.

Natürlich gibt es in den einzelnen Kontinenten verschiedene Typen des Páramo- und Punagürtels. Für die Benennung genügt ein geographisches Adjektiv: Es gibt also altweltliche und neuweltliche, afrikanische, asiatische, australische und amerikanische Puna-, Páramo- und Nivalgürtel.

Was ist nun der Hochgebirgsvegetation und ihrem Standort überall in den Tropen gemeinsam?

Das eigentlich aufheizende Element der Sonnenstrahlung, die auf unseren Planeten trifft, ist der infrarote Teil des Spektrums. Nun wird dieser infrarote Teil von den Molekülen der Kohlensäure, des Wasserdampfs und der Staubpartikel im Tiefland stark absorbiert. Mit zunehmender Höhe nimmt die Dichte der absorbierenden Substanzen ab. Die an sich mit der Seehöhe zunehmende Einstrahlung wird also immer weniger ausgenützt, sie verliert sich zum Teil durch Abstrahlung in den Weltraum, so daß das Klima mit zunehmender Meereshöhe immer kälter wird. Die Einstrahlung der Sonnenenergie nimmt zwischen 300 und 3000 m um etwa 20% zu. Da die Ausstrahlung jedoch gleichzeitig um 40% zunimmt, ist das Wärmedefizit gegeben.

Mit der abnehmenden Temperatur kommt es auch in den Tropen zu Nachtfrösten – nur ist ihre Höhenlage gegenüber Europa etwa um 1000 bis 2000 m verschoben. (Die Seehöhe der 0-Isotherme des wärmsten Monats, die der der Dauerfröste entspricht, liegt am Äquator (Quito) bei 5100 m, in den Ostalpen bei 3200 m! – (Köppen 1931). Frost bedeutet erschwerte Wasserversorgung, so daß die Páramopflanzen trotz der im Gebirge gegenüber dem Vorlande höheren Niederschläge außer immer niedrigeren Wuchsformen auch xerophytische Anpassungen zeigen. Dazu kommt die in Höhenlagen häufigere und stärkere Windwirkung.

Die niederen Temperaturen ergeben eine gewisse Angleichung an die Umwelt höherer Breiten. Jedoch wirkt sich das typische Tageszeitenklima der Tropen gegenüber dem Jahreszeitenklima der höheren Breiten differenzierend aus. Das tropische Hochgebirge zeichnet sich vor allem durch den Wechsel von kalten Nächten und warmen Tagen aus, ein Wechsel, der sich immerwährend wiederholt,* während er jenseits der Wendekreise im Hochwinter durch die Schneedecke, im Hochsommer durch weniger starke nächtliche Abkühlung unterbrochen ist. In den Páramos fällt z. B. in Venezuela oberhalb 3700 m öfters Schnee, aber man kann von keiner schützenden Schneedecke sprechen, da diese bis 4700 m hinauf fast immer nur wenige Stunden liegen bleibt.

* Sprichwörtlich formuliert: „Das ganze Jahr über tagtäglich Sommer und allnächtlich Winter!“

Die Jahreszeiten kommen in den Páramos nur durch die schwankenden Niederschlagshöhen zur Wirkung, die sich aber gegen die Ewigschneegrenze zu immer weniger auswirken.

In allen tropischen Gebirgen folgt auf die Region der Waldgrenze ein Höhengürtel der Gebüsche. Der in den Alpen so typische Gürtel zwischen Wald- und Baumgrenze mit seinen eindrucksvollen „Wettertannen“ und „Wetterzirben“, beruht auf der Tatsache, daß einige winterharte Bäume die schützende Schneedecke durchbrechen und so vereinzelt Wind und Frost standhalten. Wo in den Páramos Venezuelas solche baumartigen Vorposten auftauchen, gehen sie auf menschliche Zerstörung ihrer Begleiter zurück. Eine echte „Wetterbaumzone“ fehlt in den Páramos. Der Wald dringt in geschützten Lagen zwar als geschlossene Formation höher hinauf, zuletzt aber geht er meist in geschlossenen Busch über; vereinzelte Waldzeugen fehlen. Diesem „Páramobusch“ Venezuelas entsprechen in Bolivien und Peru die floristisch und physiognomisch sehr ähnlichen Ceja-Gebüsche (Weberbauer 1911), in Ostafrika und Malaysia das Ericaceen-Gesträuch (Hedberg 1951; bzw. Steenis 1935), der oft beschriebene Rhododendrongürtel im Himalaja (Schweinfurth 1957), auf dem Kinabalo Borneos ein Gürtel von Rubiaceen, Papilionaceen und Kompositen (Meijer 1964), und ein aus denselben Familien gebildeter Gürtel fand sich auch auf Hawaii (Mac Caughey 1966).

Die Höhenlage und Mächtigkeit dieses Buschgürtels geben die genannten Autoren wie folgt an:

Malaysia 2600–4300 m
Ostafrika 3000–4400 m
Kolumbien 3300–4500 m
Venezuela 3200–4500 m
Peru und Bolivien 3500–4800 m
Ost-Himalaja 3900–4500 m
Hawaii 2700–3200 m

Die Seehöhe des Buschgürtels ist also in den ganzen Tropen ähnlich, nur daß sie gegen den Wendekreis zu und auf isolierten Inseln etwas abfällt.

Über diesem Buschgürtel folgt in allen tropischen Gebieten ein Landschaftsgürtel, der meist als „hochalpin“ bezeichnet wird. Es ist dies eine eingebürgerte Bezeichnung, die aber nur vorbehaltlich der Feststellung, daß er mit den „Alpen“ nichts zu tun hat, gebraucht werden darf.

Auch in diesem hochalpinen Gürtel kommen noch Holzpflanzen vor, jedoch nur mehr als winzige Zwergsträucher, Spalier- und Kriechgehölze. Die Mehrzahl der Lebensformen sind in den feuchten Páramos staudiger oder krautiger Natur, in den Punas zeigen sie graminoiden Habitus. Mit zunehmender Höhe mischen sich immer mehr niedere Kryptogamen in die Pflanzengesellschaft der Angiospermen. Zuletzt verdrängen sie die höheren Pflanzen mehr und mehr. Allerdings ist auch hier noch ein Unterschied zu den höchsten Vorposten der höheren Breiten festzustellen: Während dort Blütenpflanzen zusammen mit Moosen und Flechten noch hoch über der Ewigschneegrenze hinauf vorkommen – in der Schweiz überschreiten 110 Blütenpflanzen die Ewigschneegrenze, 8 davon sogar um volle 1200 m! –, hört in manchen Tropengebirgen die Vegetation fast schlagartig, und zwar sowohl die der Phanerogamen als gleichzeitig auch die der Kryptogamen auf. Auf dem venezolanischen Pico Humboldt liegt die Schneegrenze bei 4850 m. Nur we-



Abb. 120. Der subtropische Rhododendrongürtel im Himalaja (Zemutal, 3600 m) mit *Abies spectabilis* (= A. *webbiana*) und strauch- und baumförmigen Rhododendron (Foto E. Krause).

nig höher steigen aus den Gletschern Felsgipfel auf, die – von Mikroorganismen abgesehen – als biologisch leer zu betrachten sind (VARESCHI 1956). Ähnlich abrupte Höhengrenzen fand ich auch in den obersten Lagen des Cotopaxi in Ecuador.

Dafür ist in den Tropen zwischen dem Buschgürtel und der oberen Region des „alpinen" Gürtels eine Zone eingeschoben, die den Alpen und arktischen Gebirgen fehlt: Es ist der Gürtel der Schopf- und Wollkerzenpflanzen, jener Lebensformen, welche die Páramos schlechthin charakterisieren. In Abb. 121 sind einige dieser so typischen Zeigerpflanzen zusammengestellt.

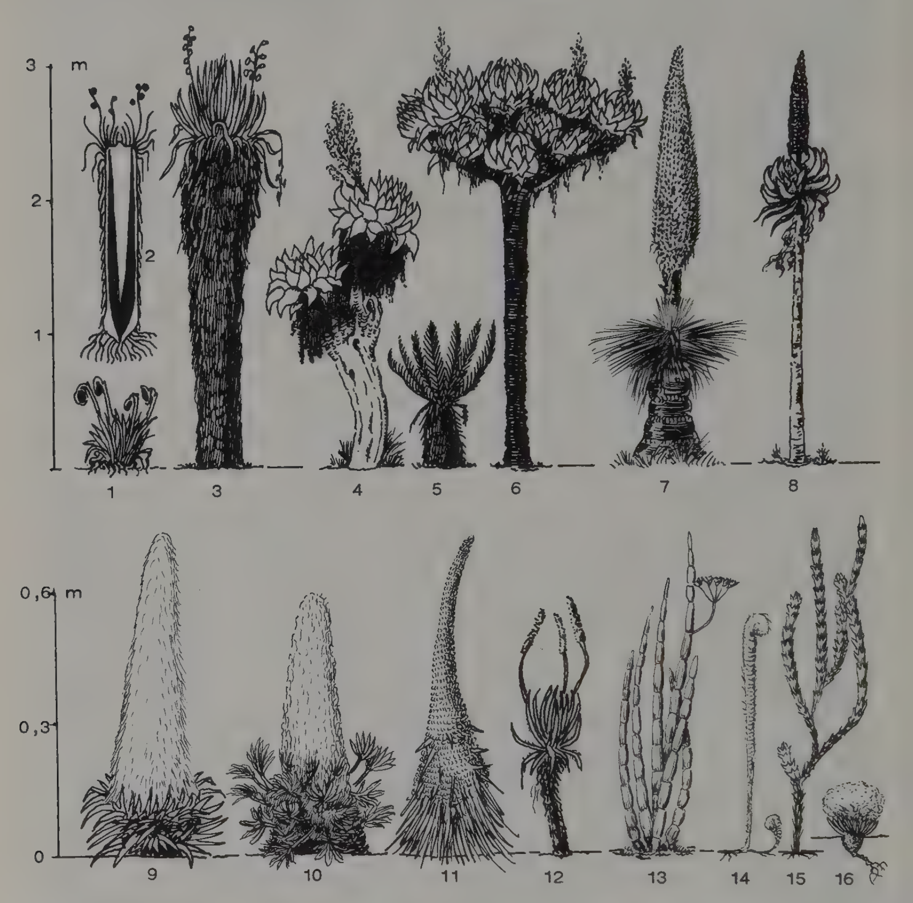


Abb. 121. Charakterpflanzen der Páramogürtel. 1. *Espeletia moritziana*, Rosettenstaude (Venezolanische Anden, 3800 m), 2. *Espeletia* spec. Längsschnitt, Holzteil schwarz, 3. *Espeletia semiglobulata*, Schopfbaum (Venezuela, Anden, 4350 m), 4. *Senecio keniodendron* (Afrika, Kenia, 4300 m), 5. *Lomaria arborescens* (Venezuela, Auyantepui, 2400 m), 6. *Senecio gardneri* (Afrika, Mt. Elgon, 3900 m), 7. *Puya raimondii* (Bromeliaceae, Bolivien, 4200 m), 8. *Lobelia rhynchopetalum* (Afrika, Semien-Gebirge, 3600 m), 9. *Lobelia telekii* (Afrika, Kenia, 4200 m), 10. *Lupinus alopecuroides* (Ecuador, Chimborazo, 4800 m), 11. *Echium bourgaeanum* (Boraginaceae, Pik von Teneriffa, 2200 m), 12. *Plantago perrymondii* (Venezuela, Cierra Nevada, 3600 m), 13. *Ottoa oenanthoides* (Umbelliferae, Venezuela, Anden, 4200 m), 14. *Jamesonia canescens* (Pteridaceae, Venezuela, Anden, 4150 m), 15. *Alchemilla (Lachemilla) equisetiformis* (Rosaceae, Anden, 4100 m), 16. *Draba chionophylla* (Cruciferae, venezolanische Anden, Cierra Nevada, 4800 m).

In den amerikanischen Páramos sind es die zum Kompositentribus der Heliantheae gehörigen Arten der Gattung *Espeletia* (Abb. 121, Nr. 1–3), die entweder als bodenständige Rosettenstauden oder als bis 4 m hohe Schopfbaumformen das Landschaftsbild bestimmen. Die Blätter dieser Espeletien sind bei den meisten Arten silberweiß behaart. Während der Hauptblütezeit – in Venezuela Ende November – entsteht über der Vegetationsschicht der strahlend weißen Blattrosetten eine zweite Schicht aus goldgelben Blütenköpfen: Ein Bild üppigster Lebenskraft! Bei trübem Wetter – also fast das ganze übrige Jahr hindurch – rechtfertigen die Espeletien ihren Volksnamen „Riesenmönche" (Frailejones), die schattenhaft durch den Nebel ihrer unwirklichen Bergwelt pilgern.

Die Espeletien bilden innerhalb ihrer Pflanzengemeinschaft eine eigene Vegetationsschicht, die nur an ihrer unteren Höhengrenze von Kleinsträuchern und Stauden mitbewohnt wird. Vor allem von *Hypericum*-Arten und Zwergformen der obersten Chirivitales. Dort, wo etwa oberhalb 4100 m die häufigen Frosttage Fließerden erzeugen, kommen zwar die höchstwüchsigen Espeletien vor, ihre Begleitpflanzen aber nur noch sporadisch.

In den afrikanischen Gebirgen bildet ein anderer Kompositentribus, der der *Senecioideae*, stammbildende Schopfbäumchen aus. Ein Beispiel erstaunlicher Konvergenz, das aus dem Vergleich der Espeletien (Abb. 121/3) mit diesen Senecien (Abb. 121/4) abzulesen ist. Dazu kommt als asiatische Entsprechung die eher strauchige, aber ebenfalls strahlendweiße *Anaphalis javanica*, das „javanische Edelweiß" der Reiseschilderungen. Der Farn *Lomaria arborescens* (u. a. Arten), der als echter Schopfbaum von Costa Rica bis Patagonien verbreitet ist (Abb. 121/5), kommt außer in den Anden auch auf den hohen Tafelbergen, den Tepuis des venezolanischen Südens vor.

Auch weniger hochwüchsige Páramopflanzen bilden die Schopfbaumform in kleinem Maßstab aus, wie etwa *Plantago perrymondii* (Nr. 12) in der Sierra Nevada von Venezuela.

Sowohl von den Senecien wie von den Espeletien gibt es Arten, die statt der Schopfbaumform normale akrotone Verzweigung zeigen (Abb. 103/4 und Abb. 121/6). Solche, den typischen Páramopflanzen nahestehenden Baumformen zwingen den Gedanken auf, daß die Schopfbäume abgeleitete Formen sein dürften, die mit dem typischen tropischen Hochgebirgsklima besser fertig werden als die Normalform.

Die in Abb. 121 dargestellten Charakterpflanzen der Páramogürtel bedecken nur ausnahmsweise größere Gebiete. Fast immer sind es bestimmte ökologische Nischen, in denen sie gruppenweise hervortreten, oder sie bilden mit mehreren anderen weniger auffallenden Hochgebirgsgesellschaften ein Mosaik (Abb. 122).

Die zweite, nur den Páramos eigene Lebensform ist die der Wollkerzenblütler, die den Familien der Campanulaceen (Nr. 9), der Papilionaceen (Nr. 10) oder der Borraginaceen (Nr. 11) angehören. Der Wuchsform nach sind auch sie Schopfträger, nur wird dieser Blätterschopf von den oft riesigen Blütenkerzen weit überragt. Bei den *Puya*-Arten ist der Stamm oft kürzer als die Blütenkerze (Nr. 7), bei den afrikanischen Lobelien wird der Blütenstand bald hoch durch einen Stamm emporgehoben (Nr. 8), bald entspringt er einer bodenständigen Rosette (Nr. 9). Auch die kurzstämmige Borraginacee *Echium alopecuroides* (Nr. 11) von Teneriffa gehört zur selben Lebensform, obwohl ihr Standort tiefer liegt als die der typischen Wollkerzenpflanzen der Páramos.



Abb. 122. In etwa derselben Höhe in den Tropen der „Páramo-Gürtel" mit seinem Vegetationsmosaik; hier: rechts Felsfluren, links Espeletien; in der Senke *Aciachne*-Polster (Stechgras) und im Vordergrund flechtenreiche Windanrisse.

Manche Páramopflanzen zeigen eine starke Reduktion der Blattflächen, so daß nur an blühenden Pflanzen die Vorstellungsverknüpfung zu den nächsten normalblättrigen Arten gelingt. Als Beispiel sei hier die Umbellifere *Ottoa oenanthioides* (Abb. 123), die lauchartige, gegliederte Blätter mit sonderbarerweise auch lauchartigem Geruch und Geschmack hat, genannt (Abb. 121/13). Der sogenannte „Geldrollenfarn" (*Jamesonia* Nr. 14) besitzt statt der üblichen Farnwedel winzige Blattscheibchen, die wie Münzrollen übereinander liegen und von dichtem Wollfilz umhüllt sind. Die an Schachtelhalme erinnernden andinen Verwandten unserer europäischen Alchemillen (Nr. 15) scheinen aus kleinen Tüten zusammengesetzt, die aus den reduzierten Blättern und Nebenblättern gebildet werden.

An der oberen Grenze der Páramos kommen in allen Tropengebirgen kleinwüchsige Stauden vor, die jahrelang als Blattrosette heranwachsen, bis sie dann



Abb. 123. *Ottoa oenanthioides*, eine Umbellifere mit Phyllodien; vorne ein Wedel von *Polystichum pycnolepis* und eine Blattrosette der „Andenaster" (*Senecio formosus*).

endlich eine wahre Blütenkugel entwickeln, ihren Lebenszyklus damit abschließen und reichlich Samen bilden. Als Beispiel *Draba chionophylla* (Nr. 16), die in der Sierra Nevada in Venezuela noch über 4850 m vorkommt.

Treten wir in trockenen Gebieten aus dem Buschgürtel auf die freie hochalpine Landschaft hinaus, so kommt man in eine Art „Höhengrassteppe", in die Puna, die auf den ersten Blick etwas an die Mattenstufe der europäischen Alpen erinnert. Erst bei genauerem Hinsehen erkennt man die Unterschiede: Die Puna besteht nicht wie die Alpenmatte aus einem mehr oder weniger geschlossenen blumenreichen Rasen (wie etwa das *Semperviretum*, das *Nardetum* oder das *Firmetum* der Alpen), sondern aus Horstgräsern, die um so weiter auseinanderrücken, je trockener das Klima ist. Die Zwischenräume werden von trockenresistenten Moosen und Flechten, in besonderen Fällen auch noch über 4000 m (Sierra Nevada von

Peru) sogar von teppichartig wachsenden Kakteen (*Opuntia floccosa* und *Echinocactus* spec.) erfüllt. Im Extremfall kommt es zu wüstenartigen Punaformen, in denen Dornsträucher und sukkulente Pflanzen gegenüber den Punagräsern dominieren.

2.3.1. **Die Schopfpflanzen-Páramos** (s. Tafel 3 gegenüber Seite 64)

Jene Lebensformen, die als Kennformen der tropischen Hochgebirgsgürtel gelten, müssen durchaus nicht mengenmäßig hervortreten, ja, sie können sogar ziemlich selten sein, wie etwa das erwähnte Zwergschopfbäumchen *Plantago perrymondi* (Abb. 121/12). Die Senecienschopfbäume und die Riesenlobelien Afrikas sind zwar auffallend und oft zu größeren Gruppen zusammengeschlossen, jedoch nicht – oder nur ausnahmsweise – wirklich dominierend. Von allen Charakterpflanzen der Páramos sind nur die Espeletien des nördlichen Südamerika zugleich landweite Dominanz- *und* Charakterarten: Sie bestimmen das Landschaftsbild, sie kennzeichnen einen bestimmten Höhengürtel, und sie kennzeichnen auch eine pflanzengeographisch scharf begrenzte Provinz, die im Norden der Anden bis zum karibischen Raum reicht und im Süden den Äquator nicht überschreitet.

Für unsere „Vegetationsökologie der Tropen" sollen die Pflanzengesellschaften, welche von den „Frailejones" als Leitpflanzen beherrscht werden, das Beispiel



Abb. 124. Blatt von *Espeletia schultzii* mit seiner als Transpirationsschutz zweckmäßigen Behaarung.
Abb. 125. Knospe eines Blütenstandes von *Espeletia schultzii*.

stellen für die typische Páramovegetation im oben angedeuteten globalen Sinn. Dabei bleiben 20 der 54 venezuelanischen Espeletien-Arten, die baumartig sind, also akrotone Verzweigung zeigen, unberücksichtigt, weil sie meist dem Chirivital angehören.

Trotz des auffallenden Habitus der schopfblättrigen Arten und trotz der seit langem betriebenen Herbarisierung der meisten Arten ist ihre systematische Behandlung noch immer nicht annähernd vollständig. Während der „Syllabus" ENGLERS (Auflage von 1964) von 35 Arten für Ecuador, Kolumbien und Venezuela spricht, zählt ARISTEGUIETA (1969) für Venezuela allein 54 Arten auf, die zwar im 10. Band der „Flora de Venezuela" beschrieben sind, jedoch augenblicklich nochmals von CUARTRECASAS neu bearbeitet und mit den kolumbianischen Arten verglichen werden. Die im folgenden angewandte Nomenklatur beruht daher auf den bisher gebräuchlichen, vorläufigen Taxa. Für den Ökologen sind diese schwebenden Fragen eine unbequeme Hürde, die er des gesetzten Zieles wegen, auf die angegebene Weise zwar nicht nehmen, aber mindestens umgehen kann. Ihm kommt es in erster Linie auf die Espeletien als standortgemäße Lebensform an; ihm sind die verschiedenen Pflanzengesellschaften, welche die Espeletien zusammen mit ihren Begleitpflanzen bilden, wichtig. Diese Pflanzengesellschaften demonstrieren die Varianz einer tropischen Páramovegetation je nach Höhen- und Unterlage nicht nur für die Anden, sondern mutatis mutandis auch im Sinne eines global bezeichnenden Beispiels.

Den Aufbau einer hochwüchsigen Espeletie gibt Abb. 121/2: im Längsschnitt entspricht die Trichterröhrenform in schwarzer Signatur dem durch sekundäres Dickenwachstum entstandenen Holzkörper; Leit- und Markgewebe ist weiß belassen. Äußerlich ist die Säulenform des Stammes durch die alten nicht völlig verrotteten Blattreste bestimmt. Der Schopf lebender Blätter und die meist kranzförmig um den Vegetationspunkt angordneten Blütenstände fallen im Landschaftsbild durch ihre mehr oder weniger weiße Wollbehaarung auf. Auch die bodenständigen Rosetten werden von vielen Autoren wegen ihrer Bekleidung als „edelweißartig" bezeichnet. Daß die Behaarung mit der Seehöhe zunimmt, wie A. P. SMITH (1970) vermutet, trifft nicht zu: Die Stärke der Behaarung hängt vielmehr von der jeweiligen Art ab: Es gibt stark behaarte Espeletien in tiefen Lagen und fast kahle Arten in höheren.

Ökologisch sehr merkwürdig ist die Tatsache, daß die Espeletien mit größerer Seehöhe hochstämmiger werden. Damit stehen sie im Gegensatz zu fast allen andern Hochgebirgspflanzen, die ja bekanntlich bergauf immer kleiner, bescheidener und bodennäher zu werden pflegen. Und es sind nicht nur andere, hochwüchsige Arten, die in der größeren Höhe die niederwüchsigen ablösen – wie etwa *Espeletia timotensis,* die bis 4 m hoch werden kann, und mit einer Reihe niederwüchsiger Arten tieferer Lagen vikariiert – nein, es kommt auch immer wieder vor, daß ein und dieselbe Art nach oben zu durch immer größere Exemplare vertreten ist. Ein Beispiel gibt *E. moritzii,* die bei 3000 m als bodenständige Rosette wächst, um 4000 m herum jedoch über meterhohe Bäumchenformen bildet (Abb. 127, A, D, E, Nr. 22) oder *E. schultzii,* die nach SMITH (l. c. 1970) bei 2700 m nur 50 cm, aber bei 3600 m 120 cm hoch wird.

Dieses ökologische Paradoxon, „eine Erscheinung, die bisher noch nicht genauer untersucht worden ist" (GESSNER 1969) und die auch an den Schopfpflanzen Afrikas (besonders an Senecien) auffällt, scheint nach Beobachtungen durch Rei-

sende nicht erklärbar zu sein. Wenn man jedoch den Frailejon-Gürtel während der verschiedensten Jahreszeiten und durch Jahre hindurch beobachtet, findet sich eine „Erklärungsmöglichkeit", die ich – freilich nur im Range einer Arbeitshypothese – hier anführen möchte: Während nämlich in der Optimalzone und darunter die Espeletien alljährlich eine aufwendige und verbindliche Blühperiode durchmachen, werden Espeletien in voller Blüte in höheren Lagen immer seltener. Während bei 3000 m alle ausgewachsenen Pflanzen fast gleichzeitig blühen, sind es oberhalb 4100 m immer nur einzelne Exemplare oder Herden, die Blütenstände treiben, während die Mehrzahl jahrelang bloß Blattschöpfe trägt. Es erscheint wahrscheinlich, daß solches langjähriges Ausbleiben der fertilen Phase die vegetative und damit das Stammwachstum fördert. Auch die ebenfalls von SMITH (l. c.) mitgeteilte Beobachtung, daß gegen die obere Grenze des Espeletiengürtels zu immer weniger Nachwuchskeimlinge vorgefunden werden, könnte mit der genannten Arbeitshypothese erklärlicher erscheinen. Zuletzt kommt noch eine anatomische Eigenheit hinzu, die für sie sprechen könnte: Der jährliche Zuwachs des Holzkörpers (um 0,4 mm/Jahr) nimmt nämlich mit steigender Seehöhe bei Espeletien kaum ab (TRAUTNER 1958).

Die Blätter überschreiten nur selten die Größe der Mesophyllen und halten sich an breit- bis schmallanzette Formen. Sie besitzen meist einen dichten Wollfilz und



Abb. 126. Hochstämmige Form der *Espeletia timotensis*; Páramo Mucuchies, 4200 m (Dr. Meijer aus Borneo).

zeigen einen scharfen Harzgeruch, der möglicherweise viele tierische Schädlinge abhält und jedenfalls Freßschäden durch Weidetiere ausschließt. Die Beobachtung von SMITH (l. c.), daß Käferlarven besonders die Samen und Samenböden der Blütenköpfe angreifen, kann ich nur bestätigen. Daß die Blätter austrocknen und lange in mumifiziertem Zustand erhalten bleiben, mag am Klima liegen. Immerhin sind sie fast immer von einer Unzahl niederer Pilze befallen – besonders sind die Familien *Heterobasidiomycetae* und *Aphyllophoraceae* auf diesen Blattresten in vielen Arten gegenwärtig verbreitet (OBERWINKLER und VARESCHI 1974). Der Abbau betrifft aber wohl mehr die Zellinhaltstoffe als die harzreichen Wandschichten.

Als Bestäuber kommen in den tieferen Lagen Bienen, Schmetterlinge und Heuschrecken in Betracht, nahe ihrer oberen Grenze wohl nur noch Fliegen. Kolibris kommen im Espeletiengürtel in seiner ganzen Ausdehnung noch vor, sie besuchen jedoch nach meiner Beobachtung viel eher die lebhaft gefärbten Blüten der kleineren Begleitpflanzen, als die Espeletien selbst.

Die Vegetation, in der die Schopfpflanzen das führende Element abgeben, hebt sich durch tiefgreifende Eigenheiten von den Vegetationstypen der tropischen Tiefländer ab. Gleichzeitig nähert sich der Arten- und Lebensformenspiegel der Espeletiengesellschaft extratropischen Verhältnissen. Und dies in solchem Ausmaße, daß ihre Behandlung nicht nur nach spezifisch tropischen, sondern auch genauso und ohne großen Zeitaufwand nach der Methodik höherer Breiten möglich ist. Dafür gibt es folgende Gründe:

- Die Páramovegetation ist ihrem Jahresmittel nach klimatisch wenigstens in dieser Hinsicht der Vegetation jenseits der Wendekreise verwandt.
- Durch die meridionale Hochgebirgsbrücke des Felsengebirges, der mittelamerikanischen Vulkane und der südamerikanischen Anden sind die Páramos Venezuelas dem borealen wie dem antarktischen Florenzustrom offen.

  So begegnet hier die endemische Gattung *Espeletia* der aus dem borealen Gebiet eingewanderten Gattung *Bartsia* und zugleich auch der Gattung *Azorella*, die ihr antarktisches Verbreitungszentrum auf den Falklandinseln, den Kerguelen und auf Neuseeland hat.
- Die Artenarmut und die homogene Struktur raumverbrauchender Individuen der Espeletien ergeben Minimiareale von einer Größenordnung, die leicht zu bearbeiten sind und an die repräsentiven Areale der höheren Breiten erinnern.
- Außerdem ermöglicht eine weitgehende Kenntnis der hochandinen Flora Venezuelas die Unterscheidung nicht nur physiognomischer und ökologischer Vegetationseinheiten, sondern auch die einer Reihe von Assoziationen, die nach den Methoden von BRAUN-BLANQUET und seiner Schule bearbeitet werden können. Die Benennung (Tab. 16, siehe weiter unten) erfolgte also in doppelter Weise, nach der physiognomischen und nach der pflanzensoziologischen Ausrichtung.

Wir werden im folgenden absichtlich beide Methoden nebeneinander für die gleichen Vegetationseinheiten anwenden, um zu zeigen, wie sich in solchen Fällen die Verbindung der beiden Arbeitsweisen zwanglos ergibt. Dabei wird gleichzeitig angedeutet, daß wir uns hier einem marginalen Gebiet der tropischen Vegetationskunde nähern, mit dem wir den Abschnitt über die Gehölzvegetationsformen beschließen.

2.3.2 Der Espeletion-Verband der venezolanischen Anden (s. Tafel 3)

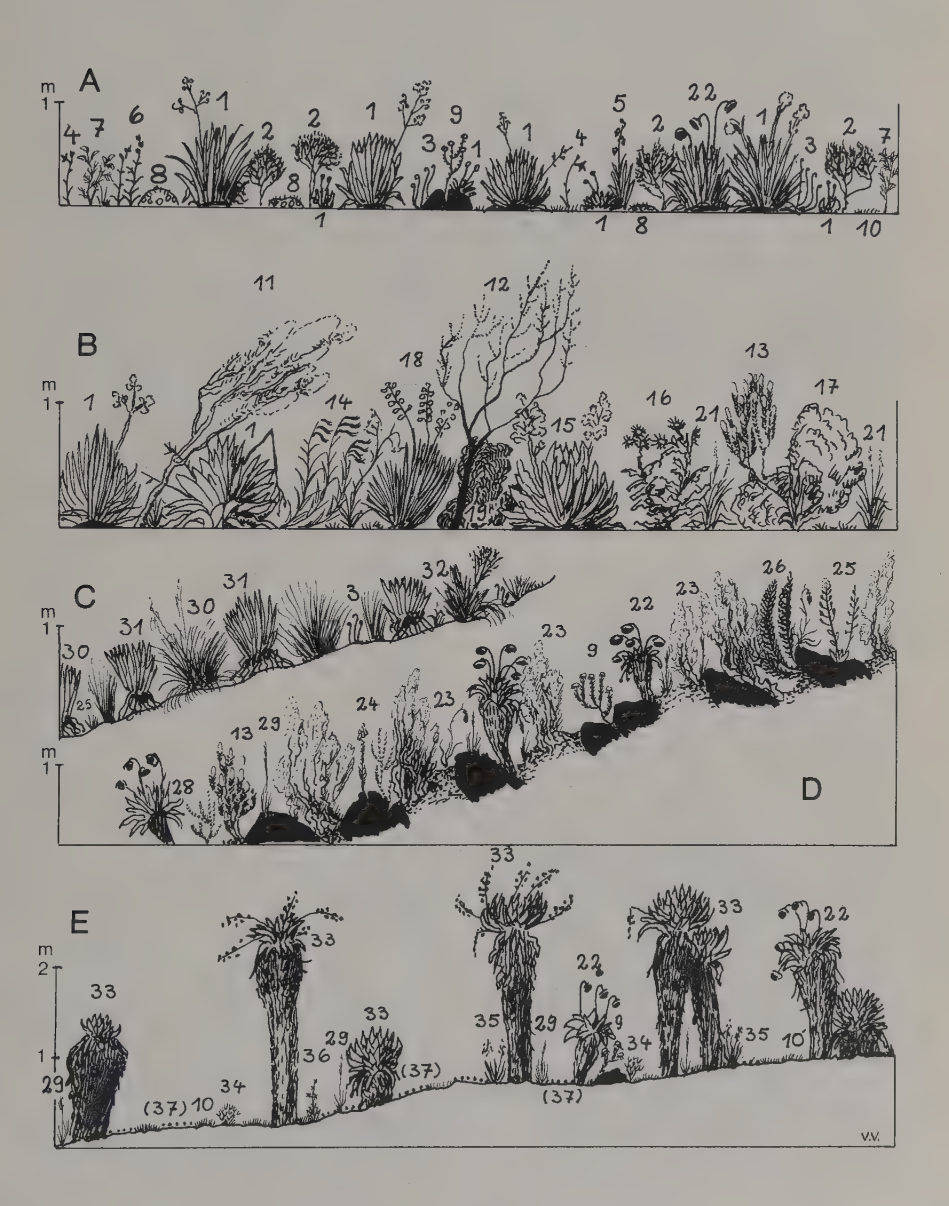
Der „Verband" im Sinne der europäischen Pflanzensoziologen ist eine Gemeinschaft floristisch bestimmter Pflanzengesellschaften vom Range der Assoziation, auf die bei der Benennung die an das Taxon angehängte Endung „-etum" hinweist. Die Endung „-ion" deutet auf den Assoziationsverband hin. Im Falle des *Espeletion*-Verbandes hat die bestimmende Gattung zudem einen besonderen Rang: Sie besetzt innerhalb der Pflanzengesellschaft für sich allein eine selbständige Vegetationsschicht; etwa so, wie in den Wäldern mit verschiedenem Unterwuchs der dominierenden Baumart ein eigener Platz im Schichtdiagramm zusteht. So ist der *Espeletion*-Verband zugleich auch „Hauptzönose" im Sinne von E. Schmid oder „Haupttyp" im Sinne von Vareschi (1931):

Da der Espeletiengürtel in Venezuela von rund 3000 m bis 4700 m hinaufreicht, muß die führende *Gattung* standortsvag – euryözisch – sein. Das trifft jedoch für die einzelnen *Arten* nicht zu: Diese lösen einander regelmäßig je nach der Seehöhe ab. Noch mehr als die Espeletien-Arten selbst, sind die Pflanzen ihres Unter- und Beiwuchses stenözisch bestimmt, so daß es im Gebiet der venezolanischen Anden sehr verschiedene *Espeletieta* gibt. Um die „Bandbreite" dieser Verschiedenheit anzudeuten, wurden acht *Espeletieta* ausgewählt, ohne freilich dabei den Anspruch auf auch nur annähernde Vollständigkeit des „Espeletion andinum" zu erheben (Abb. 127). Diese Assoziationen wurden ökologisch beurteilt und benannt, dann nach der Methode Braun-Blanquet wenigstens andeutend erfaßt. Dabei wurde auf die Mitteilung ausgearbeiteter Tabellen und Diagramme verzichtet, und statt der ausführlichen Vegetationsanalyse wurden nur eine Anzahl wesentlicher und die Assoziation gut charakterisierender Arten angeführt. Da bei der europäischen Methodik der Darstellung die Aufzählung von Taxa notwendig ist und mit den Namen auch eine konkrete Vorstellung verbunden sein sollte, dürfte es zu empfehlen sein die „Flora de los Páramos" (Vareschi 1970) zu konsultieren. In ihr sind 585 der wichtigsten Arten der venezolanischen Anden aufgeschlüsselt mit lateinischen, deutschen, spanischen und englischen Namen bezeichnet und zum Großteil auch abgebildet.

Abb. 127. *Espeletieta* der Páramostufe, Venezuela. A. Optimales Espeletietum *(Espeletietum hypyericosum)*, 3700 m, B. *Espeletietum arbustosum (E. chaetolepidiosum)*, 3450 m, C. *Espeletietum graminosum (E. cortaderiosum)*, 3500 m, D. *Espeletietum rupicosum (E. acytophyllosum)*, 3400 m, E. *Espeletietum altum (E. agrostiosum)*, 4640 m.

1. *Espeletia schultzii*, 1. *E. weddelii*, 2. *Hypericum laricifolium*, 3. *Jamesonia canescens*, 4. *Lobelia tenera*, 5. *Orthosanthus chimboracensis*, 6. *Halenia venezuelensis*, 7. *Castilleja fissifolia*, 8. *Geranium meridense*, 9. *Hinterhubera columbica*, 10. *Aciachne pulvinata*, 11. *Chaetolepis lindeana*, 12. *Aragoa lucidula*, 13. *Valeriana phylicoides*, 14. *Siphocampelus* spec., 15. *Espeletia algodonosa*, 16. *Senecio formosus*, 17. *Hesperomeles languginosa*, 18. *Espeletia alba*, 19. *Eugenia triquetra*, 20. *Luzula gigantea*, 21. Gramineae gen., 22. *Espeletia moritzii*, 23. *Arcytophyllum caracasanum*, 24. *Draba funckiana*, 25. Draba lindenii, 26. *Polystichum pycnolepis*, 27. *Luzula racemosa*, 28. *Lachemilla equisetiforme*, 29. *Agrostis haenkeana*, 30. *Stipa ichu* + *Cortaderia nitida* + *Calamagrostis coarctata*, 31. *Espeletia* spec., 32. *Espeletia jahnii*, 33. *Espeletia* cf. *timotensis*, 34. *Gentiana nevadensis*, 35. *Poa pauciflora*, 36. *Halenia viridis*, (37). vegetationslose Erde und Fließerde.

Der vereinfachten floristischen Kennzeichnung der *Espeletita* folgt dann, wie bisher eine Analyse der Blattkategorien, die Bestimmung der Artenzahl, der Größe des Minimiareals und der Diversitätskennzahl. Diese Konvergenz der Darstellung nach beiden Methoden ist hier aus den oben angegebenen Gründen möglich, dokumentiert einen Methodenvergleich und ergibt damit gleichsam den Anschluß unserer global anwendbaren Mannigfaltigkeitsökologie an die in den Extratropen entwickelten „Schulen".



Tab. 16. Die wichtigsten Assoziationen des Espeletion-Verbandes (Schopfpflanzen – Páramos der venezolanischen Anden).

Nr.	Vegetationstyp	Pflanzensoziologische Benennung E. = *Espeletietum*	H.ü.M.	A	B	C	D	E	F	G
1	Optimales Espeletietum	*E. hypericosum*	3700	81	4	33	7	12	54	648
2	Verbuschtes Espeletietum	*E. chaetolepiosum*	3400	90	4	30	6	11	>21	>231
3	Beweidetes Espeletietum	*E. acaenosum*	3200	86	4	26	5	10	22	220
4	Fels- und Blockhalden E.	*E. arcytophyllosum*	4000	92	4	20	5	10	24	240
5	Quellmoor-Espeletietum	*E. epilobiosum*	3700	100	3	25	5	9	8	72
6	Übergang zur Puna	*E. cortaderiosum*	3400	60	4	26	6	11	24	264
7	Hochandines E.	*E. agrostidosum haenkeanae*	4600	87	4	15	6	11	16	176
8	Espeletietum der Fliesserden	*E. muscosum*	4640	99	2	30	2	5	8	40
		Mittelwerte:	3600	87	4	26	5	10	22	234

Rubriken A – G: A = Prozente der Arten mit mikrophyllen oder noch kleineren Spreiten, B = Zahl der auftretenden Blattgrößenkategorien, C = Prozente der gezähnten oder gekerbten Blattränder, D = Zahl der Blattformenkategorien, E = Zahl der Blattkategorien, insgesamt, F = Artenzahl, G = Diversitätskennzahl.

(1) Das optimale Espeletietum (Espeletietum hypericosum)

Bei 3000 m tauchen die ersten Espeletien an Waldrändern, auf Weiden, ja sogar als Unkräuter der Kartoffel-, Weizen- und Lauchfelder auf. Bei 4700 m erreichen sie ihre obere Grenze. Das Optimum im ökologischen Sinne erreicht der *Espeletion*-Verband bei 3700 m in einer Assoziation, die durch den Beinamen „*hypericosum*" bezeichnet ist. *Hypericum laricifolium* ist die dominierende und charakteristische Begleitart dieses Espeletietums, das durch seinen Reichtum an Lebensformen, seine hohe Artenzahl und einen beachtlichen Anteil an sonst seltenen Páramopflanzen ausgezeichnet ist. Die mittlere Artenzahl ist im *Espeletietum hypericosum* 54, während sie für alle übrigen *Espeletieta* nur ein Mittel von 17 erreicht.

Wichtige und bezeichnende Begleitpflanzen sind: die Farne *Jamesonia* und *Elaphoglossum*, *Gnaphalium-*, *Geranium-* und *Senecio*-Arten; dann *Castilleja fissifolia, Bartsia laniflora, Eryngium húmile, Lobelia tenera, Hipochoeris setosus* und die Iridacee *Orthosanthus chimboracensis.*

Die Erfassung von etwa 90% des gesamten Artenspiegels ist bereits durch Analysen eines Minimiareals von nur 6 × 6 m möglich (Abb. 128, Kurve 1). Der Bisekt (Abb. 127 A) gibt nur eine schwache Vorstellung von der reichen strukturellen und floristischen Möglichkeit dieses optimalen Espeletietums. Die Wettbewerbskraft (VARESCHI 1931) der Leitart *Espeletia schultzii* wird nur noch von *Hypericum laricifolium* annähernd erreicht. Alle kleineren Pflanzen bestehen ihren eigenen Konkurrenzkampf in den freien Räumen zwischen den Leitarten unter sich.

Die Blattanalyse ergibt nur 19% mesophylle und 81% kleinere Blätter (Tab. 16). Vier Blattkategorien der Größe nach, 33% gezähnte Blätter und 7 Blattformen-

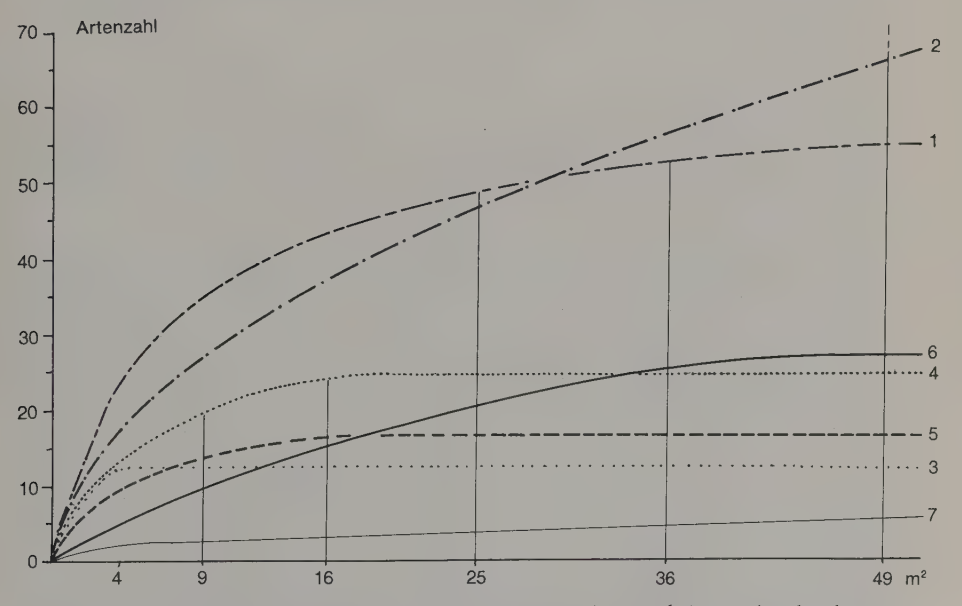


Abb. 128. Artenzahl-Areal-Kurven (Minimiareal-Kurven) des *Espeletion*-Verbandes der venezolanischen Anden. 1. *Espeletietum hypericosum, E. chaetolepiosum*, 3. *E. epilobiosum*, 4. *E. arcytophyllosum*, 5. *E. agrostidosum haenkeanae*, 6. *E. cortaderiosum*, 7. *E. muscosum.*



Abb. 129. Verbuschtes *Espeletietum*, Páramo Santo Domingo, 3600 m, venezolanische Anden: *Espeletia semiglobulata*, der Farn *Jamesonia imbricata* und die Sträucher *Aragoa cupressina* (rechts) und die Rubiacee *Arcythophyllum nitidum* (links).

klassen ergeben zusammen mit der Artenzahl 54 eine Diversitätskennzahl von 703, die hoch über dem Mittelwert der übrigen *Espeletieta* (192) liegt. Damit rechtfertigt sich die Bezeichnung „*optimales Espeletietum*".

(2) Das verbuschte Espeletietum (Espeletietum chaetolepiosum)

Hier vermischen sich strauchige und staudige Arten des Chirivital und der Gebirgsbuschregion mit den Espeletien. Die Bestände liegen auch räumlich in den betreffenden Grenzregionen, also zwischen 3200 m und 3700 m Seehöhe. Außer *Espeletia schultzii* kommen hier noch *E. alba, corymbosa* und andere Arten vor. Die bezeichnendste Begleitart ist der „Chispeador" (= Funkensprüher): *Chaetolepis lindeana.* Außer den Chirivitales tragen zur Verbuschung vor allem *Aragoa lucidula* und *cupressina, Eugenia triquetra, Cestrum-, Hesperomeles, Vaccinium-* und *Ribes-*Arten bei. Wie der Bisekt (Abb. 127 B) zeigt, überragen hier die Sträucher und Stauden die Espeletien, die daher in scharfer Konkurrenz mit ihren Beipflanzen stehen, ohne von ihrer Anlage zur Stammbildung, die ihnen ja inhärent sein muß, Gebrauch zu machen. Artenliste und Struktur dieser Assoziation zeigen eine große Schwankungsbreite. Wie Abb. 127 B andeutet, sind daher auch trotz der stellenweise artenarmen Bestände (Tab. 16!) neben der Artenzahl von 21 auch noch viel höhere Artenzahlen möglich und die Minimiarealkurve (Abb. 128, Kurve 2) erreicht bei 50 m² Probeflächengröße noch immer nicht das repräsentative Mini-

mum. So bezeichnet auch die Diversitätskennzahl nur einen unteren Grenzwert. Erst durch weitere Vegetationsanalysen könnte die pflanzensoziologische Stellung des *Espeletietum chaetolepiosum* genauer bestimmt werden.

(3) Das beweidete Espeletietum (Espeletietum acaenosum)
Bei starker Beweidung, die in den Páramos von Venezuela stellenweise noch bis 3800 m hinauf wirksam ist, treten die Gebüsche stark zurück, während die Espeletien, wenn der Mensch sie nicht rodet, weiterhin führend bleiben. Zu ihren Füßen entwickelt sich eine nitrophile, an Adventivpflanzen reiche Unterwuchsschicht, in der *Acaena cylindrostachya* und *elongata, Lappula echinata*, mehrere *Bidens-, Lupinus-* und *Plantago*-Arten dominieren. Dabei können stellenweise europäische Adventivpflanzen wie *Rumex acetosella, Taraxacum officinale* und *Trifolium montanum* sich unliebsam breitmachen und in der Nähe der obersten Höfe (die hier bis 4000 m hinauf vorkommen) ganzen Berghängen ihre Lokalfarbe aufzwingen: „Rote Berge", die durch Überwucherung mit *Rumex acetodella* entstehen. Trotz der fremden Begleitpflanzen weichen die statistischen Kennzahlen (Tab. 16) nur wenig vom Mittelwertbild der *Espeletion*-Gemeinschaft ab. Je höher die Artenzahl eines beweideten Bestandes, desto höher ist der Einfluß der Beweidung zu bewerten. Das *Espeletietum acaenosum* muß demnach als abgeleiteter Typus gelten, der ohne Einfluß des Menschen nicht existieren würde.

(4) Das Blockhalden-Espeletietum (Espeletietum arcytophyllosum)
Wo Felstrümmer, Schutthalden oder alte Moränen Bodenstrukturen schaffen, welche an die der obersten *Polylepis*-Bestände erinnern, nehmen die Rubiaceen *Arcythophyllum caracasanum, microphyllum, muticum* und *vareschii* als blütenübersäte, derbästige Sträucher derart überhand, daß sie mit den Espeletien (hier zum Teil seltene und noch nicht beschriebene Arten!) zusammen eine besondere Strauchschicht bilden. Da wenige Begleitpflanzen anderer Art auf dem derben Substrat vorkommen, ist die Artenzahl gering (24) und das Minimiareal schon bei 4 × 4 m erreicht (Abb. 128, Kurve 4). Wie der Bisekt (Abb. 127 D) zeigt, ist die häufigste Espeletienart *E. moritzii*. Sie bildet hier kleine Schopfbäumchen, die meist dort wurzeln, wo Erde und Felsbrocken aneinandergrenzen, während *Arcytophyllum* die erdigen, die Gattungen, *Draba, Hinterhubera* und *Senecio* die mehr steinigen Kleinstandorte besiedeln. So ist das *Espeletietum arcytophyllosum* eine mosaikartig strukturierte Assoziation. Durch die letztgenannte Artengruppe, die Rupicolen, ist die Zahl der mikrophyllen Blätter (92%) besonders hoch. Bei einer Artenzahl von 24 und 10 Blattkategorien (Tab. 16) ergibt sich eine Diversitätskennzahl von 240, die ihrer Größenordnung nach mit dem Mittelwert des Espeletion-Verbandes (234) übereinstimmt.

(5) Das Quellmoor-Espeletietum (Espeletietum epilobiosum)
Für die standortvage Leitart bilden die vielen kleinräumigen Quellmoore und die edaphisch verwandten Ufer kleiner Gehängebäche kein Hindernis. Für viele ihrer üblichen Begleiter dagegen sind solch extrem saure, stark durchfeuchtete und schlecht durchlüftete Böden eine unerbittliche Existenzschranke. Dafür gesellen sich einige diesem Standort stenözisch zugestimmte Arten den relativ euryözischen Espeletien bei. Darunter als dominierende Charakterart *Epilobium meridense*. Leicht zu übersehen sind hier einige bescheidene Pflanzen, die nur in diesen

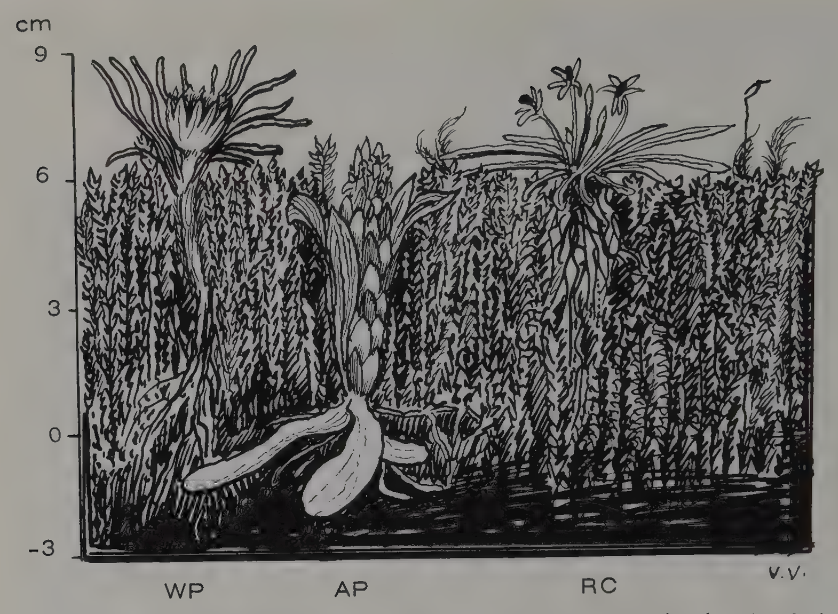


Abb. 130. Bisekt durch den Moosrasen eines Quellmoors in den Hochanden. (4400 m); in die Moose eingebettet *Altensteinia paludosa* (AP), eine der höchststeigenden Orchideen der Erde; dazu: *Wernera pgymaea* (WP) (Compositae) und *Rhizocephalum candollei* (RC) (Lobeliaceae).

Quellmooren vorkommen und nach den Begriffskategorien der Zürich-Montepellier-Schule einen besonders hohen Treuegrad zum *Espeletietum epilobiosum* aufweisen und als Differentialarten zu allen anderen Espeletieten hervorstechen. Es sind dies die Orchideen *Altensteinia nubigena* und *paludosa*, die höchststeigenden Orchideen der Anden (und vielleicht der Erde), die auf dem Páramo Mucutisi, auf dem der Rio Chama entspringt, noch bei 4400 m ü. M. vorkommt. *Altensteinia paludosa* lebt, wie der Bisekt (Abb. 130) zeigt, tief eingesenkt in den Moosrasen der Quellmoore, so daß die Blütenstände nur während weniger Monate 1–5 cm weit hervorragen. Außerhalb dieser Zeit sind die Pflanzen kaum aufzufinden. Auch die seltene Lobeliacee *Lysipomia bourgeonii*, die ihrem Habitus nach an ein winziges *Sedum* erinnert, verbirgt sich im Moosrasen. *Wernera pygmaea (Compositae)* und *Rhizocephalum candiollei*, ebenfalls eine Lobeliacee, breiten ihre Rosetten über dem Moosrasen aus, und die aus dem antarktischen Florenreich stammenden *Azorella*-Arten überragen die Moosfläche als Polsterkuppeln. Wie die geringe Artenzahl (8) und der kleinräumige Standort erwarten lassen, ist das Minimiareal klein – sogar das kleinste aller *Espeletieta* (4 m²! Abb. 128/3).

Nur wo die Quellmoore in ständig überflutete Pfützen und kleine Lagunen übergehen, werden die Espeletien ausgeschaltet: Die Moose nehmen dann überhand und *Mimulus glabratus (Scrophulariaceae)*, die „Gauklerblume“, ist der einzige Schmuck solcher sonst nur noch von Cyperaceen bewachsenen Stellen.

Im *Espeletietum epilobiosum* fehlen die Mesophyllen, da selbst die Blätter der *Espeletia schultzii* relativ klein bleiben: So resultiert 100% Mikrophyllie. Die kleine

Anzahl der Blattkategorien und Arten (9 bzw. 8) ergibt eine niedere Diversitätskennzahl von 72, die den pessimumnahen Charakter des Standorts belegt.

(6) Das Hochsteppen-Espeletietum (Espeletietum cortaderiosum)
In den Zentralanden Venezuelas sind Trockengebiete nur in den tiefen Tälern zwischen den beiden Hauptketten vorhanden. Sie erinnern nicht nur an die zentralalpinen Trockentäler der Alpen und anderer Gebirge, sondern haben auch dieselben klimatischen Ursachen. Die Kondensations- und Regenzonen bleiben auf die Außenseiten der Bergketten beschränkt, die zentralen Flanken liegen im Lee der Winde, ob sie nun in der Trockenzeit von Westen her oder in der Regenzeit von Osten her auf die Andenketten treffen. In diesen Trockentälern gibt es Sukkulenten-Formationen mit baumförmigen Kakteen, die durchaus an die oben geschilderten des Mittellandes erinnern. In der Páramostufe dagegen ist die Trokkenzeit vielfach nur andeutungsweise ausgeprägt, so daß die *Espeletalia* im allgemeinen kaum xerophytische Züge aufweisen.

Bisher fand ich nur auf dem Páramo El Batallón (71° 55′ w. L. und 8° 05′ n. B.), kaum 40 km von der kolumbianischen Grenze eine *Espeletia*-Assoziation mit *E. jahnii* als Leitart und großen Horsten von Gräsern (*Cortaderia nitida, Calamagrostis coarctata, Stipa ichu* u. a. m.), die sehr an die Puna Perus erinnerte. Sogar der typische Abstand zwischen Grashorst und Grashorst, der für die peruanischen Hochsteppen so bezeichnend ist, war hier zu beobachten. In dem Bisekt (Abb. 127 C) ist eine besonders dicht bewachsene Stelle dargestellt, so daß dieser Abstand nur andeutungsweise getroffen ist. Trotz der relativen Artenarmut des *Espeletietum cortaderiosum* ist das Minimiareal erst bei 36 m^2 erreicht (Abb. 128, Kurve 6). Die mesophyllen Arten erreichen hier 40%, die Zahl der Blattkategorien ist hoch (11), dafür aber die Artenzahl so niedrig (24), daß die Diversitätskennzahl den Mittelwert, der für den *Espeletion*-Verband errechnet wurde, nur wenig übersteigt. Da der venezolanische Staat Tachira zu den am wenigsten durchforschten Andenstaaten gehört, ist zu vermuten, daß das *Espeletietum cortaderiosum* auch noch anderwärts dort vorkommt. Vergleichende Vegetationsanalysen solcher „missing links“ zwischen *Espeletieta* und Puna der Hochanden wären ein lohnendes Vorhaben!

(7) Das hochandine Espeletietum (Espeletietum agrostidosum haenkeanae)
An der oberen Grenze des *Espeletion*-Verbandes bedeckt das „Hochandine Espeletietum“ riesige Flecken. Hier erreicht *Espeletia moritzii* Stammhöhen von über 1 Meter und die Leitarten *Espeletia alba* und *timotense* bilden 2–3, 4 m hohe Stämme. Die Abstände zwischen den Espeletien-Individuen vergrößern sich mit der Meereshöhe, so daß eine sehr offene Pflanzendecke entsteht (Bisekt, Abb. 127 E). Ob es dabei noch zu einer Kompetenz der Individuen der Leitarten kommt, bleibt zu untersuchen; wenn, dann jedenfalls nur unterirdisch. Medina (1970) stellte eine tiefere Bewurzelung der hochandinen Espeletien fest, als die der tieferen Lagen. Die Begleitpflanzen sind kleinere Kräuter, Stauden und Gräser, die meist nur noch im Schutz der Espeletien gut gedeihen. *Aciachne pulvinata*, das „Stechgras“ der Páramos, wächst hier fast immer nur noch in ringförmigen Kolonien von bis 1,5 m Durchmesser (Abb. 131). Diese Wuchsform erinnert an die sich ringförmig um den verbrauchten Boden des Zentrums ausbreitenden Flechtentalli – und hat auch dieselben Ursachen. Der sonst in den Anden auffallend selten auftretende

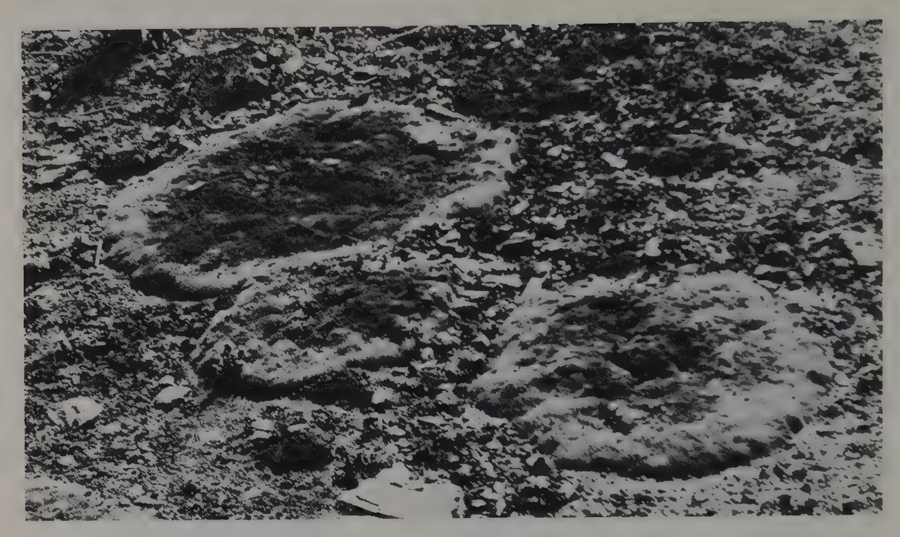


Abb. 131. Ringförmiger Polsterwuchs des „Stechgrases" *Aciachne pulvinata.*

Polsterwuchs kommt bei *Arenaria musciformis, A. venezuelana* und *A. jahnii* vor. *Cerastium meridense, Draba chionophylla, bellardii, empetroides* und *cheiranthoides* beweisen durch ihr regelmäßiges Vorkommen in diesem Espeletietum ihre Anpassungsfähigkeit an diese unwirtliche Region. *Draba*-Arten gehören ja auch in den europäischen Alpen, im Himalaja, in der Arktis und Antarktis zu den widerstandsfähigsten Bergpflanzen. Weitere – auch stellenweise fehlende – Begleiter der höchsten *Espeletia*-Stufe sind: *Gentiana nevadensis, G. viridis, Halenia viridis* und *inaequalis,* und die Umbellifere *Niphogeton dissecta.* Die Vitalität dieser Arten nimmt mit der Seehöhe immer mehr ab, besonders die ihrer vegetativen Organe. Die Blühfähigkeit dagegen wird kaum beeinträchtigt. Überraschenderweise nimmt die Vitalität dieser Arten dann aber noch einmal zu; nämlich oberhalb des Espeletien-Gürtels, dort, wo Felsen während der Eiszeiten aus den Gletschern hervorragten und sich in den Spalten tiefgründige, alte Böden erhalten konnten. Trotz des großen Abstandes der Pflanzenindividuen reicht fast immer ein Minimiareal von 16 m^2 zur statistischen Feldarbeit aus. Da sich die Begleitarten aus sehr verschiedenen Familien zusammensetzen, kommt es zu 11 Blattkategorien, bei einem Artenbestand von 16. So bleibt die Diversitätskennzahl klein: 176.

(8) Das Fließerden-Espeletietum (Espeletietum muscosum)

Riesige Flächen der oberen *Espeletia*-Stufe zeigen frostbedingte Bodenbewegungen. Es kommen Streifenböden, Fließerden und Steinringstrukturen vor (Vareschi 1970). Seit dem Jahre 1973 hat C. Schubert diese dynamischen Böden in Spezialarbeiten behandelt. Er schreibt: „Diese Böden, die durch nächtliches Gefrieren des Bodenwassers und Tauen während des Tages entstanden sind, bestehen aus ausgerichteten Klumpen von feinem und grobem Sand, die durch schmale, unterbrochene Rinnen getrennt sind. Eine Sortierung des Materials fand in der Form der Ausbildung kieselreicher und kieselarmer Zonen statt. Während des

Entstehungsvorgangs der Streifenböden zeigte sich, daß die Rinnen vor dem Auftauen mit Nadeleis gefüllt waren. Das Fehlen einer Sortierung ist ein Beweis für eine sehr frische Bildung, vermutlich in der vorhergehenden Nacht. Die Orientierung der Streifen wurde mit der Windrichtung verglichen. Es ergab sich eine Übereinstimmung zwischen der Richtung der Nadeleisformationen und der des kühlenden Windes, was Streifen in dieser Richtung zur Folge hatte."

Während diese Streifenböden also von der Windrichtung abhängen, sind die Bewegungen der Fließerden und Steinsortierungen vor allem von der Hangrichtung abhängig. Die Wirkung dieser verschiedenen Frostbewegungen ist immer die gleiche: Die Pflanzen können sich nur schwer halten; die alten Espeletien stehen wie feste Klippen in dem bewegten Boden, in dessen tieferen und in Ruhe gebliebenen Schichten sie wurzeln. Die Begleitpflanzen jedoch bewegen sich mit dem Boden weiter und gehen bald zugrunde. Außer den 5 Blütenpflanzenarten sind nur noch Moose und Flechten häufige Begleiter der Espeletien (*E. schultzii, E. moritzii* und *E. timotense*). Die Meinung, daß die eigentlich optimale Umwelt der Flechten in den arktischen Zonen zu suchen sei, ist nur insofern zutreffend, als dort die Flechten gegenüber den Phanerogamen als Massenvegetation immer mehr Raum gewinnen. An Artenzahl und Üppigkeit stehen die Tropen in größerer Meereshöhe den arktischen Zonen durchaus nicht nach (Abb. 132, 133). Die meisten Moose und Lebermoose leben übrigens nur als epiphytischer Anflug auf den Strünken der Leitarten. Der Diversitätsindex ergibt sich aus der Tab. 16 mit nur 40. Das Pessimum des *Espeletion*-Verbandes ist *hier* erreicht, nicht etwa in den manchmal viel höher liegenden Espeletieten auf festen Böden.

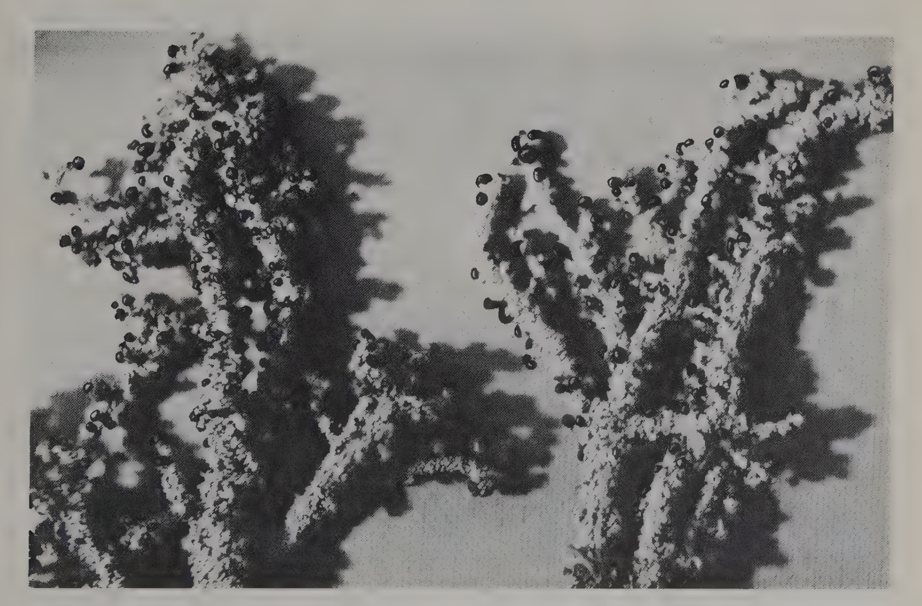


Abb. 132. Üppige Entwicklung tropischer Flechten in der Páramo-Stufe: *Stereocaulon myriocarpum*, mit Podetien, die reichlich mit Cephalodien und Apothecien versehen sind.



Abb. 133. Die Basidiolichene *Cora pavonia*, die in ihrer Optimalregion (±3500 m) Thalluslappen von 15–20 cm Länge und Breite erreicht.

Die Behandlung des Espeletien-Gürtels der venezolanischen Anden steht hier auch als Beispiel für den sehr wandelbaren Bewuchs der entsprechenden Höhengürtel anderer tropischer Gebirge. Schon am Chimborazo und Cotopaxi von Ecuador, noch mehr in der Sierra Nevada von Peru herrschen andere ökologische und floristische Verhältnisse. Die Hochgebirge Südasiens und der afrikanischen Vulkane haben ebenfalls ihre besonderen pflanzensoziologische Züge an der Pessimumgrenze gegen die Ewigschneegrenze hin. Eines aber haben alle tropischen Hochgebirgspflanzendecken miteinander gemeinsam: Eine Diversität, die gegenüber der der tropischen Tiefländer, wo diese optimumnahe Vegetation tragen, zwar deutlich zurücktritt – aber zugleich eine Diversität, die sich mit den pessimumnahen Standorten der feuchten Tieflandstropen durchaus vergleichen läßt.

2.4 Tropische Grasländer (Savannen)

Zwischen Wald und Wüste liegt der Gürtel des Graslandes. Grasland sind die Fett- und Magerwiesen der Bauern, die Steppen (Prärien, Pampas) aller Kontinente und schließlich auch die Savannen der Tropen, gleichgültig ob sie reine Grasflächen darstellen oder mit einzeln wachsenden Bäumen bestanden sind.

Steppe und Savanne können physiognomisch sehr ähnlich sein, ökologisch sind sie es nicht. Steppen sind Grasländer mit winterharten und (oder) trockenresistenten Pflanzendecken der gemäßigten Erdstriche. Savannen dagegen sind Grasländer der tropischen Zonen, in denen unter den gegenwärtigen Bedingungen kein Wald aufkommen kann. Abb. 134 zeigt die Verbreitung von Steppe und Savanne. Ihre Areale sind durch weite Landstriche getrennt.

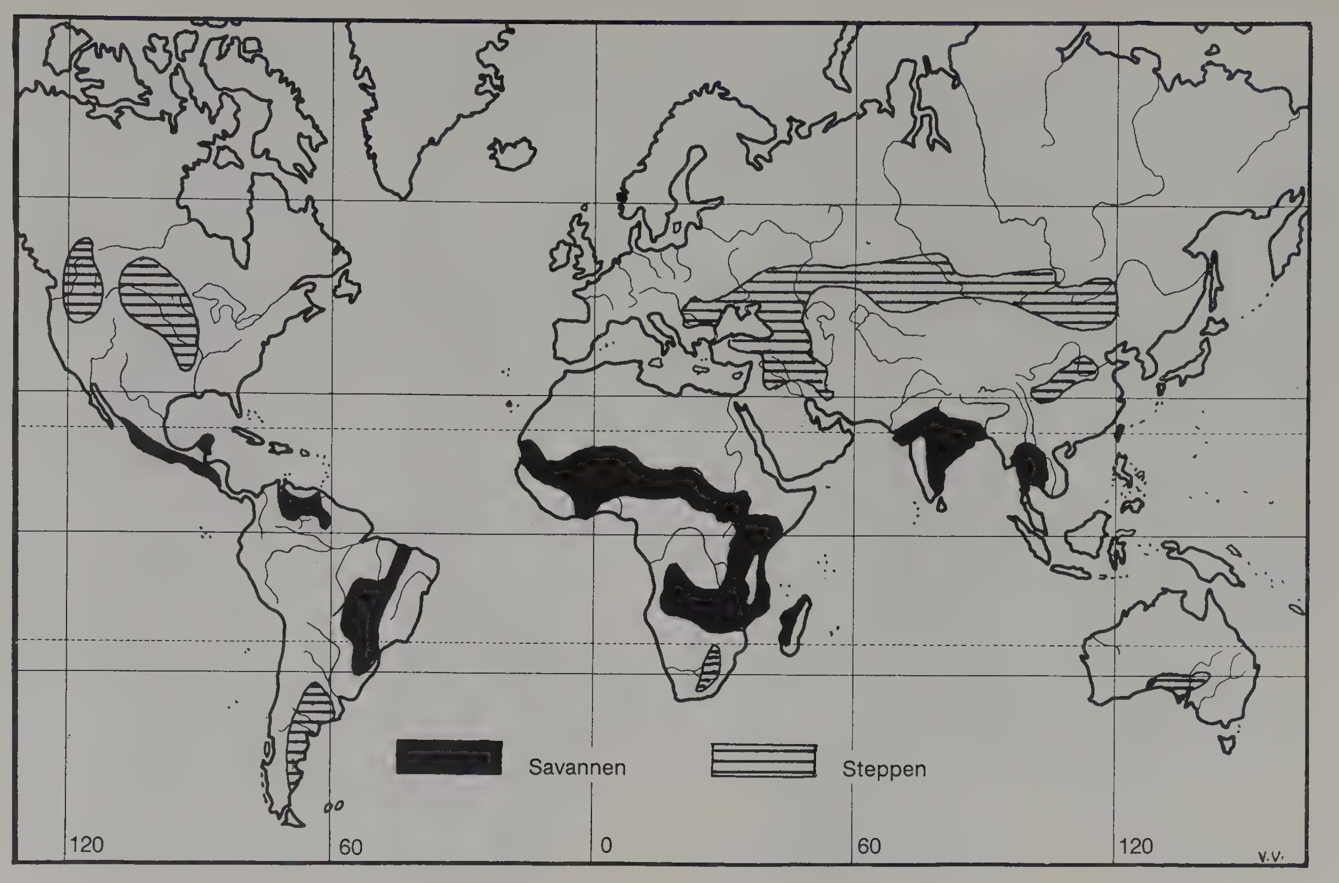


Abb. 134. Hauptverbreitung von Savanne und Steppe auf der Erde.

Die Karte der „Verbreitung der wichtigsten Formationstypen der Erde" von SCHIMPER-FABER (1935) zeigt weite Kontaktzonen von Steppe und Savanne, die nur dadurch zu erklären sind, daß die tropischen Halbwüsten mit den Steppen zusammen durch dieselbe Signatur repräsentiert sind. So ist z. B. die Übergangsvegetation zwischen dem Wüstengürtel der Sahara und dem zentralafrikanischen Savannengürtel (bei etwa 15–18° n. Br.) keine Steppe, sondern Halbwüste. Auch das in manchen Karten als „Steppe" bezeichnete innere Australiens darf nur für den südlichsten Teil (südlich des 30° s. Br.) als echte Steppe angesprochen werden. Es ist höchstwahrscheinlich, daß es überhaupt nirgends „subtropische Steppen" oder „subtropische Savannen" gibt, wenn man von den angegebenen Definitionen ausgeht!

Die begriffliche Trennung von Steppe und Savanne, die A. v. HUMBOLDT noch nicht vollzog (er bezeichnet die venezolanischen Llanos 1862 als „Steppen"), ist jetzt allgemein anerkannt. Dagegen ist es auch heute noch ungemein schwierig, natürliche von sekundären – also durch den Menschen (Rodung, Brand, Mahd) erzeugten – Savannen zu trennen. Im Extremfall haben beide denselben Habitus, und oft ist es auch durch genaue Vegetationsanalysen nicht feststellbar, ob es sich um natürliche oder einst vom Menschen provozierte Savannen handelt. Besonders im äquatorialen Afrika gehen hier die Meinungen der Forscher weit auseinander: Ein Vergleich verschiedener Vegetationskarten zeigt, daß riesige Savannengebiete von den einen als natürlich, von den andern als anthropogen aufgefaßt werden.



Abb. 135. Typische Brandsavanne der venezolanischen Llanos. Die Stämme der Palmen (*Mauritia minor*) sind angekohlt, die Wedelschöpfe jedoch intakt. Nach dem Brand (vor etwa 2 Wochen) beginnt die Grasnarbe sich zu erholen.

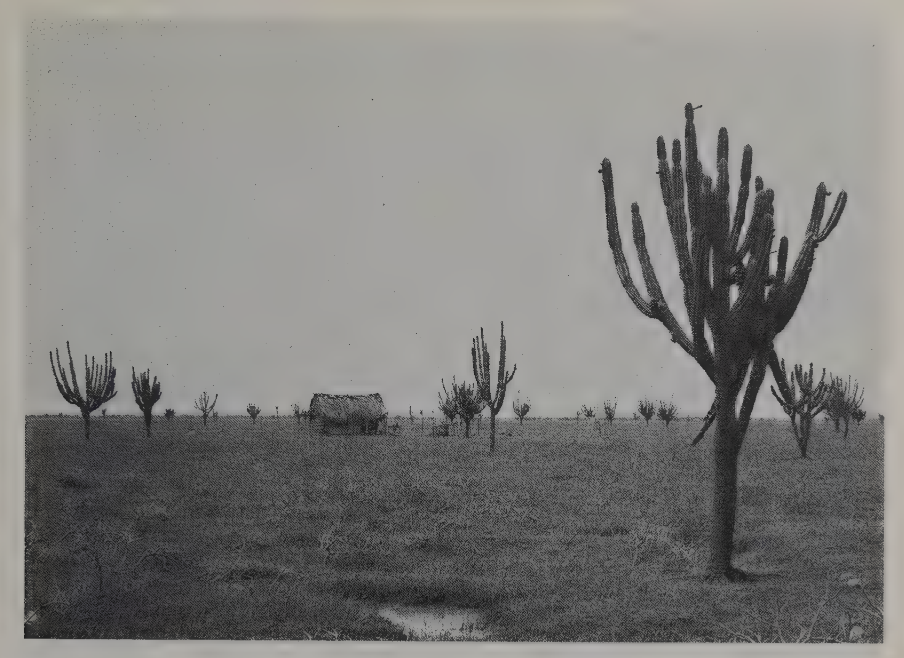


Abb. 136. Möglicherweise edaphisch oder klimatisch bedingte Savanne mit *Cereus deficiens* in Baumform und den jetzt (Trockenzeit) kahlen Sträuchern der *Impomoea* spec. Über den Grad der menschlichen Beeinflussung kann man sich, wie meistens, nicht mit Sicherheit schlüssig werden (Foto Stolz).

Wo Savannen mosaikartig von Waldinseln durchsetzt sind, oder umgekehrt in weiten Waldgebieten inselartig Savannenlichtungen eingestreut sind, spricht man von „Parklandschaft". Die beiden Bestandteile der Parklandschaft müssen jedoch getrennt behandelt werden. Es besteht m. E. kein Grund, Parklandschaften als Ganzes den Savannen zuzurechnen, wie es Troll (1950) vorschlägt.

Die Savanne ist der Widersacher des Waldes. Sie setzt sich ihm gegenüber nur dann durch, wenn der Baumwuchs durch pessimumnahe Bedingungen erschwert wird. Diese Bedingungen können klimatischer Art sein (vor allem ausgeprägte Trockenzeiten), in monatelangen Überschwemmungen bestehen oder durch extreme Armut der Böden gegeben sein. Sehr oft subsumieren sich diese ungünstigen Faktoren und werden in ihrer Wirkung dann noch durch den Menschen, vor allem durch Brand, verstärkt. Die Brände werden oft als natürliche Faktoren eingestuft, weil ja durch Blitzschlag ausgedehnte Flächenbrände entstehen können. In den Subtropen und trockenen Gebieten der gemäßigten Gürtel mag das zutreffen. In den Tropen wird erfahrungsgemäß fast immer auf den Menschen als gewollter oder ungewollter Brandstifter zu schließen sein. Daß Blitzschlag z. B. in einem Feuchtwaldgebiet einen Flächenbrand auslöst, ist nahezu unmöglich: Die äquatorialen Gewitter pflegen von Sturzregen begleitet zu sein, so daß höchstens einzelne vom Blitz getroffene Bäume abbrennen, der Wald als Ganzes aber verschont bleibt. Selbst trockene Savannen werden nur selten durch Blitze, praktisch dagegen immer durch menschliches Vorgehen abgebrannt. Von den Ausmaßen und



Abb. 137. Typisches Bodenprofil der Brandsavannen der venezolanischen Llanos (Anzoategui, 120 m).

der zeitlichen Fixierung tropischer Grasbrände legt das Beispiel der venezolanischen Llanos erschreckendes Zeugnis ab: Die Brände entstehen regelmäßig im letzten Drittel der Trockenzeit, wenn das Gras dürr ist und Gewitter an dem fast immer wolkenarmen Himmel nicht vorkommen. Jetzt brennen in den Llanos nach vorsichtiger Schätzung rund 27000 km² Grasland alljährlich ab – etwa der vierte Teil der ganzen Llanos. Die Brände werden von den Viehzüchtern absichtlich gelegt, weil die nach dem Brand auftretenden Neutriebe das gegen Ende der Trokkenzeit verhungernde Vieh retten sollen. Wer im März die Llanos überfliegt, hat in einer Höhe von etwa 2000 m keine Durchsicht mehr auf den Boden. Ein braungrauer Rauchschleier verbirgt Flußläufe und Dörfer ... Dabei wird nun der Grasbestand von Jahr zu Jahr ärmer an wertvollen Futterpflanzen und immer reicher an eiweißarmen Hartgräsern. Auch verarmen die an sich schon spärlichen Hu-

muslagen der Bodenoberfläche durch Mineralisation der Humusbestandteile und durch Verwehen der Asche, so daß schließlich aus der Savanne eine wirtschaftlich wertlose Dornbusch- oder Halbwüste wird. Durch Versuche wurde nachgewiesen, daß man durch kleine bewässerte Notparzellen Vieh und Viehweide viel sicherer über die kritischen Wochen bringt, als durch das Brennen und den Scheinerfolg der Nottriebe.

Ob es unter natürlichen Bedingungen dem Wald oder der Savanne gelingt, ein Terrain für sich zu behaupten, hängt von mehreren Faktoren ab:

- Bäume und Sträucher brauchen mehr Wasser als Gräser. Zudem sind Gräser auf die Regenmengen, die während der Vegetationszeit fallen, angewiesen, während Bäume, wenn der oberflächliche Wasservorrat während der Trockenzeit erschöpft ist, durch ihr weit- und tiefausgreifendes Wurzelwerk auch Niederschlagswasser aus der verflossenen Regenzeit, das in tieferen Bodenschichten haftet, verwerten können. Schließlich können Holzpflanzen durch Laubwechsel und Spaltöffnungsmechanismen die jahreszeitlichen und täglichen Klimaextreme weitgehend ausgleichen, während die Gräser durch nahezu ungehemmte Transpiration rasch vertrocknen, wenn der Regen einige Wochen ausbleibt. Allerdings sind dabei die Vegetationskegel in den Blattscheiden am Grunde der Halme vor dem Absterben geschützt. Auch bei Gräsern, die ihre Vegetationspunkte höher über dem Boden in den oberen Blattscheiden geborgen haben, überdauern sie dort, während Halme und Spreiten dieser sog. Strauchgräser vergilben. Als Beispiel führt WALTER (1973) *Stipagrostis uniplumis* an, deren gelbe Horste sich am Beginn der Regenzeit sogleich wieder begrünen.

  Wenn in den Tropen die aride Jahreszeit 5 Monate und länger dauert, ist die Savanne gegenüber dem Wald wohl überall im Vorteil. Es gibt aber auch Savannen bei nur 2–4 ariden Monaten! In diesen Fällen sind es andere Faktoren, die mithelfen, den Wald zurückzuhalten.
- Da ist vor allem der in den Tropen oft auftretende Mangel an Nährstoffen in den oberen Schichten überalterter, tiefgründiger und oft sehr grobsandiger Böden. Weil der Winter fehlt, wirkt sich die chemische und biologische Verwitterung Jahr um Jahr in immer tiefere Bodenschichten hinab aus, so daß wegen des Fehlens der dabei zerstörten kolloidalen Feinstrukturen die bei der Zersetzung der Streu anfallenden Nährionen nicht festgehalten und den Wurzelhaaren angeboten werden können. Sie gelangen ungehemmt ins Grundwasser – „sie düngen das Meer“.
- Bei wenigen ariden Monaten und relativ nährstoffreichen Böden kann der Wald ausgeschlossen bleiben, wenn während der Regenzeit der Grundwasserspiegel die Bodenoberfläche erreicht oder das Land längere Zeit überschwemmt bleibt. Dann werden die Holzpflanzen außer durch Schädigung der Jungpflanzen auch durch den dabei auftretenden Sauerstoffmangel in den tieferen Wurzelhorizonten ausgeschaltet.

Ist die Savanne einmal eingebürgert, bleibt sie fast immer für lange Zeit im Gleichgewicht mit den Umweltverhältnissen erhalten, gleichgültig, ob es sich um eine natürliche oder sekundäre Pflanzengemeinschaft handelt. Es kommt zu einem oft jahrhundertelang eingefahrenen Zusammenspiel klimatischer, edaphischer und biotischer Faktoren, das nur durch den Eingriff des Menschen aus der

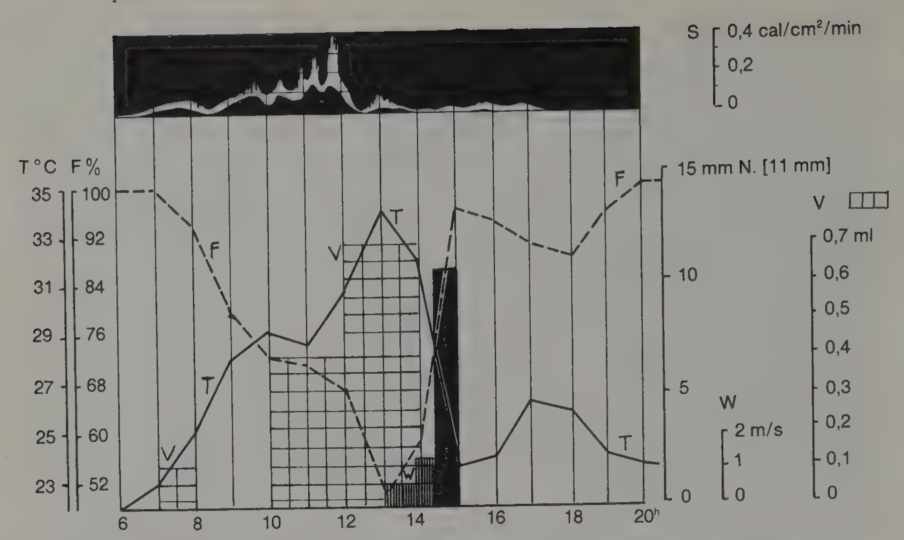


Abb. 138. Ein typischer Regenzeittag in der Savanne von Calabozo (Llanos), S = Strahlung, N = Niederschlag, T = Temperatur, F = Relative Feuchtigkeit, V = Verdunstung, W = Wind (23. Juli 1968).

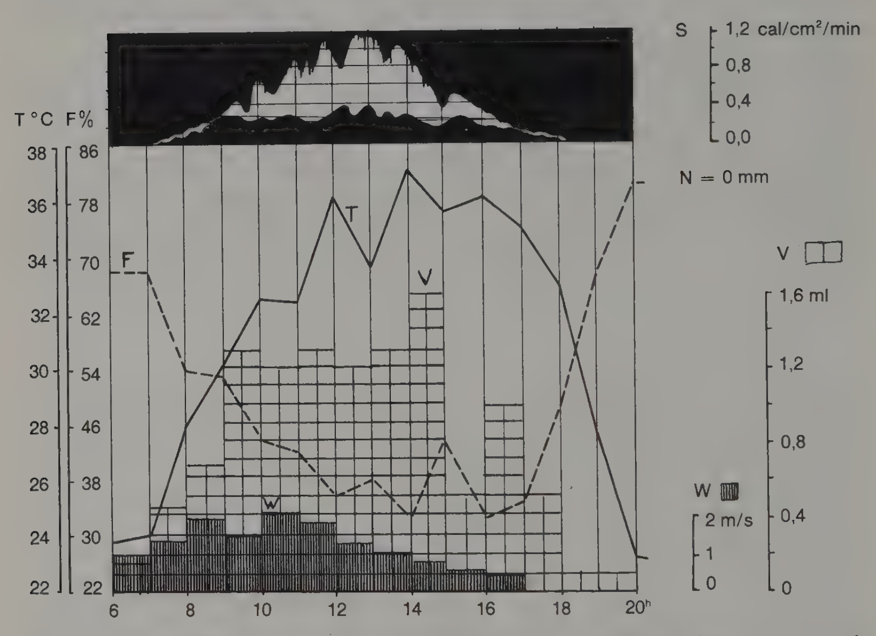


Abb. 139. Ein typischer Trockenzeittag in der Savanne von Calabozo (Llanos), S = Strahlung, T = Temperatur, F = Relative Feuchtigkeit, V = Verdunstung, W = Wind (29. März 1968).

Bahn geworfen werden kann. Die klimatischen Einflüsse beruhen ihrerseits wieder auf einem Zusammenwirken von mindestens sechs Einzelfaktoren, die sich alljährlich in der Trocken- und Regenzeit immer neu und gründlich umstellen. Um sich von dieser tiefgreifenden Umstellung eine Vorstellung zu machen, sollen die Abb. 138 und 139 die Parameter einiger Faktoren für die Llanos-Savannen Venezuelas anschaulich machen.

Das Zusammenspiel der Faktoren hat einen gemeinsamen Ausgangspunkt: Die Einstrahlung der Sonnenenergie.

Alle mikroklimatischen und physiologischen Vorgänge hängen direkt oder indirekt von der Einstrahlung der Sonnenenergie ab. In welchem Ausmaß sich diese Vorgänge in einer Savanne gegenseitig steigern oder überlagern, zeigen die Abb. 138 und 139 für je einen typischen Regen- und Trockenzeittag (nach VARESCHI und HUBER 1971).

Das Beispiel des Regentages:

Es ist der 7. Juli 1968. Die Einstrahlung beginnt um 6 Uhr morgens und dauert bis 5 Uhr nachmittags. Durch die dichte Bewölkung erreicht sie dabei nur geringe Intensität. Vormittags und für kurze Zeit während des senkrechten Sonnenstandes erreicht sie 0,4 cal $\cdot$ cm^2 $\cdot$ min^{-1}. Das diffuse Licht ist freilich während des ganzen Tages stark genug, um die Assimilation in Gang zu halten, und die Luftfeuchtigkeit wird immerhin soweit herabgesetzt, daß die Transpiration als Anstoß für den Metabolismus der Pflanzen ausreicht. Die Kurvenwerte von Temperatur und Verdunstung werden am frühen Nachmittag durch einen 30 Minuten dauernden Sturzregen entscheidend beeinflußt. (Diese kurzen Platzregen sind für die tropische Regenzeit typisch; es wäre falsch, sich die Regenzeit als einen Jahresabschnitt mit viel Dauerregen vorzustellen!) An dem Stichtag fallen 11 mm Regen in einer halben Stunde, sonst ist der Tag ohne Niederschlag. Der Wind setzt nur kurze Zeit vor dem Aufziehen des „Unwetters“ ein, der übrige Tag ist fast windstill, so daß sich die schwüle und brütende Hitze auf Mensch und Tier voll auswirkt. Für die Pflanzen der Savanne ist so ein Tag geeignet, ihre aktivste Wuchsphase zu realisieren. Die höchsten Transpirationsraten zeigen sich am Vormittag und die Transpirationskurve ist eingipfelig, hat also keinen mittäglichen Abfall. Die Pflanzen assimilieren den ganzen Tag und auch die entscheidensten Vorgänge des Konkurrenzkampfes dürften sich – der Beobachtung entzogen, aber aus Sukzessionsabläufen zu erschließen – an solchen Tagen über und unter der Erdoberfläche abspielen.

Das Beispiel des Trockenzeittages:

Es ist der 30. März 1968. Der typische Trockenzeittag beginnt mit der Einstrahlung eine Stunde früher und endet eine Stunde später als der Regenzeittag. (Der Untersuchungsort Calabozo liegt 9° nördlich des Äquators!) Die Einstrahlung erreicht dabei dreimal so hohe Werte wie zur Regenzeit. Die geringe rasch bewegte Wolkenbildung kann die Wirkung der Einstrahlung nur für Minuten und im Ausmaß von höchstens 0,2 cal $\cdot$ cm^2 $\cdot$ min^{-1} unterbrechen. Bei Sonnenaufgang ist die Luftfeuchtigkeit 67%, die Temperatur 24°, die Verdunstung 0,2 ml/h. Sobald die Einstrahlung beginnt, steigt die Temperatur und Verdunstung derart, daß die Pflanzen der Feldschicht keine Möglichkeit haben, ihren Stoffwechsel zu realisieren und den sogenannten „schönen Tag“ auszunutzen. Nur die tief in den Blattscheiden, nahe am Boden liegenden Vegetationspunkte überleben, während

die Pflanze als Ganzes tot und dürr erscheint. Die nächtliche Abkühlung, die den lebensfeindlichen Tag ablöst, reicht zur Erholung der Pflanzen nicht aus. Nur die Bäume, die in großen Abständen die Feldschicht gelegentlich überragen, bleiben während der Trockenzeit grün, ja sie realisieren sogar dann oft ihre Blüh- und Fruchtperiode. Ihre Transpiration wird zur gefährlichsten Tageszeit durch Spaltöffnungsschluß eingeschränkt – die Transpirationskurve wird zweigipfelig (VARESCHI 1960) – und der enorme Wasserverbrauch der immergrünen Blätter an so einem Tage wird aus einem riesigen Bodenvolumen ergänzt.

Die Daten dieser zwei Tage lassen bereits ahnen, wie sich die beiden Jahreszeiten, für die sie bezeichnend sind, als Ganzes für die Dichte, die Aspekte, die Diversität und Produktivität der Savanne auswirken:

Der Wasserhaushalt verläuft trotz der reichlichen Sommerregen äußerst ungünstig: Dabei ist nicht nur an die lange Dauer der Trockenzeit (hier etwa fünf Monate) zu denken, sondern auch daran, daß während der Regenzeit nur ein geringer Anteil des Niederschlages als Haftwasser im Boden gespeichert wird, während das meiste Wasser als Hangwasser abfließt und – besonders in grobsandigen Böden – in tiefere Bodenschichten absinkt und damit im Grundwasser in einer Tiefe von 5–25 m den Pflanzen verlorengeht.

Auch wirkt sich die Humusarmut der Savannenböden ungünstig auf ihren Wasserhaushalt aus. Humuslagen können große Mengen Haftwasser und Nährstoffe für die Pflanzen bereithalten. Die Kohlenstoffproduktion der Savannen erreicht noch nicht 30% von der eines Waldes auf demselben Standort (LAMOTTE 1975). Auch wirkt sich die rasche Mineralisierung durch Austrocknung und Brand ungünstig auf die Wasserkapazität des Bodens aus.

Aber auch ganz abgesehen von den klimatisch ungünstigen Faktoren, sind auch die edaphischen an sich äußerst ungünstig. Die meisten Savannenböden der Tropen sind Latosole, die z.T. schon im Tertiär entstanden sind und im rezenten semiariden Klima von Jahr zu Jahr stärkerer Auswaschung unterliegen.

Die folgenden Haupttypen von Savannenböden Venezuelas sind nach dem Farbstrich geordnet; dieselben Typen kommen auch in anderen Tropengebieten vor; sind dort jedoch von weiteren Bodentypen begleitet (s. dazu Tafel 8).

1. *Farbstrich weißlich oder null* (MUNSELL 5YR,8_1): Völlig ausgewaschene, grobsandige ehemalige Lateritböden, von denen nur das silikatische Bodenskelett übrig blieb. Die Ton- und Humusbestandteile meist unter 5%; Kalkgehalt = 0, pH um 4,2; Sickerzeit wenige Sekunden. Es sind dies die schneeweißen – im Bereich des alten Guayanaschildes auch leicht rosa gefärbten – unfruchtbaren Böden der Schwarzwassergebiete (s. Seite xx). Wo sie Savannen tragen, handelt es sich um gramineenarme Cyperaceen- und Eriocaulaceen-Rasen, die nur der Lebensform nach zu den Savannen zu zählen sind (s. Seite 246).

2. *Farbstrich hellocker* (7.5YR,7/6): Kalkfreie Latosole von wechselndem pH und einem Tongehalt unter 20%. Sickerzeit unter 1 Minute. Auch diese Böden sind arm an mineralischen Reserven und an Humus. Der Anteil an Silikaten ist hoch, jedoch nicht so grobkörnig, wie im Typ 1. Die Bedingungen für die Nährstoffspeicherung sind so ungünstig, daß solche Savannenböden für die Land- und Waldwirtschaft wenig versprechen. In der Gran Sabana südlich des untern Orinoco und in weiten Gebieten des Kongobeckens sind sie vorherrschend.

3. *Farbstrich sattocker* (7.5YR,5/8): Der Anteil an Eisenoxid beginnt die Bodenfarbe zu bestimmen; Nährstoff- und Humusgehalt gering; kalkfrei oder mit ganz geringem Kalkanteil, pH um 5,6; Tongehalt stellenweise über 20%; Sickerzeit 1–5 Minuten. Verbreitung: Humide Zonen des Amazonas und Kongobeckens; auch in Südasien. Die Savannen dieser

Bodenzonen sind meist sekundär, der Boden könnte bereits dürftige Waldvegetation tragen.

4. *Farbstrich leuchtendorange* (5YR,7/8: Jedoch noch intensiver orange als in Munsell (s. Seite 103) anzutreffen): Latosole, die viel Eisenoxid und häufig auch Kaolinit und Gibbsit als Zusatz enthalten. Der Kalkgehalt ist meist gering, der Tonanteil sehr wechselnd. Wo er hoch ist, hilft er Wasser und Nährionen festzuhalten und trägt zur Fruchtbarkeit des Bodens bei. Die Sickerzeit kann wegen der Zuschlämmung mehrere Stunden betragen, selten ist sie kürzer als 15 Minuten. Solche Böden wären an sich für Land- und Forstwirtschaft brauchbar; Savannen sind jedoch auf ihnen bei ungünstigen Wasserverhältnissen weit verbreitet. Sie sind um den unteren Orinoco, Guainia, Meta und Apure bald als Trocken-, bald als Überschwemmungssavannen zu finden.

5. *Farbstrich grau bis umbrabraun* (7.5YR.4,4-4,2): Junge Sedimentböden der Fluß-, See- und Meeresalluvionen, sogenannte Regosole. Der Kalkgehalt hängt vom Sediment ab, das pH schwankt zwischen 4,8 und 6,5. Der Tongehalt ist sehr wechselnd, der Feinsand- und Grobsandgehalt hoch, so daß der Boden meist gut durchlüftet ist, und die Sickerzeit nur etwa 3–15 Minuten beträgt. Hierher gehören die Sandküsten mit ihren *Sporobulus*savannen und große Teile der Llanossavannen, besonders in der Nähe der Galeriewälder. Im ganzen hängt die Savannenvegetation dieser Böden mehr vom Klima und dem Grundwasserstand ab, als von den Bodeneigenschaften selbst. Wird die Wirkung der Trockenheit durch Bewässerung gemildert, kann die Savanne in fruchtbares Gras- oder Ackerland umgestaltet werden. In Asien sind 80% der bewässerten Regosole in Reisland verwandelt worden (Finck 1963).

Durch die so verschiedenen Klima- und Bodenvarianten ergibt sich eine Fülle von Savannentypen, die sich – je nach dem, ob einzelne Bäume in dem Meer von Gräsern fehlen oder nicht – zwanglos in sogenannte Feldschichtsavannen und Obstgartensavannen gliedern lassen.

2.4.1 Die Feldschichtsavannen

Die Entsonderung des Grundmodells der Savanne wird nicht nur durch die geschilderte Klima- und Bodenvielfalt, sondern auch durch die geographisch getrennten Entwicklungsherde bewirkt. Der Name der so entstandenen Savannentypen sagt wenig: Er stützt sich entweder auf die dominierende oder eine bezeichnende Differentialart. Unter der Decke dieser Namen verbirgt sich ein Feld komplizierter phytosoziologischer Strukturen, von denen der Beobachter, wenn es ihm – wie hier – auf Übersicht ankommt, immer nur wenige hervorheben kann. Für den Vergleich der Savannentypen der Abb. 140 wurden die verschiedenen Artenzahlen (4–144), der Anteil verschiedener Pflanzenfamilien am Artenspiegel und schließlich der Anteil der echten Gräser *(Gramineae)* an der Biomasse der Pflanzendecke gewählt. Das einzig Gemeinsame der zehn Spielarten der Savanne ist das Vorherrschen der Lebensform des graminoiden Blattes.

In der artenreichen *Trachypogon*-Savanne der Llanos sind 77% der Arten Nichtgräser. Der Menge nach jedoch überwiegen – mit 75% der Biomasse – die Grasarten.

In der Sekundärsavanne mit dominierender *Melinis minutiflora* ist die Differenz zwischen der qualitativen und quantitativen Rolle der Gramineae noch größer: Nur 9% der Arten sind echte Gräser, aber diese 9% machen 83% der Biomasse aus. In der natürlichen *Axonopus*-Savanne der Hügel um Caracas, in der Sekundärsavanne des „Gamelotal“ (*Panicetum maximi)* und in der Überschwemmungssavanne von Duragua (Apuregebiet) sind die Relationen ähnlich.

144 E R P
LLANOS-SAV. (CALABOZO)
TRACHYPOGON LIGULARIS

104 E R P
BERGSAV. (sekundär) (BARUTA)
MELINIS MINUTIFLORA

101 R P
BERGSAV. (CARACAS)
AXONOPUS PULCHER

81 E R P
GAMELOTE -SAV. (sekundär) (BARUTA)
PANICUM MAXIMUM

48 E R
ÜBERSCHWEMMUNGS-SAV.(DURAGUA)
PASPALUM FASCICULATUM

40 ERIOCAULON
"ERIOCAULON- SAV." (AUYANTEPUI)
SPOROBULUS CUBENSIS

22 R P
KIES-SAV. (GUASIPATI)
TRACHYPOGON MONTUFARI

21 R
IM WALD ISOLIERTE SAV. (SIMAOA)
AXONOPON CHRYSITES

4
HALOPHYTEN-SAV. (CORO)
SPOROBULUS VIRGINICUS

? E C
W-AFRIKANISCHE SAV. (LAMTO)
ANDROPOGON SCHIRENSIS
(nach Roland, 1967)

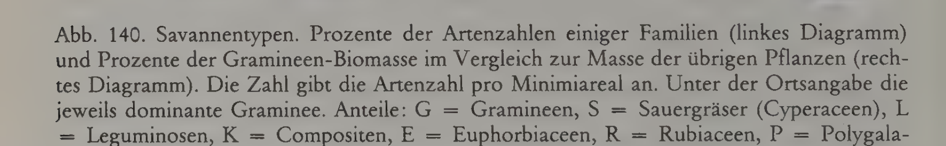


Abb. 140. Savannentypen. Prozente der Artenzahlen einiger Familien (linkes Diagramm) und Prozente der Gramineen-Biomasse im Vergleich zur Masse der übrigen Pflanzen (rechtes Diagramm). Die Zahl gibt die Artenzahl pro Minimiareal an. Unter der Ortsangabe die jeweils dominante Graminee. Anteile: G = Gramineen, S = Sauergräser (Cyperaceen), L = Leguminosen, K = Compositen, E = Euphorbiaceen, R = Rubiaceen, P = Polygalaceen, C = Commelinaceen, Ü = übrige Pflanzenfamilien.

In den Savannen südlich des Orinoco jedoch ist die Rolle der Gramineen mehr und mehr beschränkt. Im Extremfall der „Eriocaulon-Savannen" am Fuß des Auyantepui nehmen echte Gräser nur 20% der Arten und der Menge nach sogar nur 9% der Biomasse in Anspruch. Hier haben *Eriocaulaceae, Xyridaceae, Liliaceae, Thurniaceae* und *Cyperaceae* das Vorherrschen der echten Gräser verhindert. Daß es sich trotz der wenigen Gramineen um Savannen handelt, beruht darauf, daß alle diese Nichtgräser graminoide Blattformen haben und dadurch eine Vegetationsform bilden, die physiognomisch den Savannen zuzurechnen ist. Wenn man will, kann man diese Sonderform der gramineenarmen Savanne als Pseudosavanne bezeichnen und diese Differenzierung durch Anführungszeichen des Typennamens Rechnung tragen.

O. Stocker (brieflich 1978) schlägt vor, diese so sehr an Savannen erinnernden Pflanzendecken wegen ihrer edaphischen Ansprüche den Ericaceen-Heiden zuzurechnen und auch die Halophytensavannen von den tropischen Grasländern abzusondern. Die Zugehörigkeit dieser von der „Grasblatt-Form" beherrschten Pflanzengesellschaften zu den Savannen beruht hier auf den in der Einleitung postulierten physiognomischen Leitgedanken!

Die Artenarmut der Savanne von Guasipati hängt mit dem extrem nährstoffarmen Boden, die von Simaoa mit der Isolation der Savanne in einem großen Wald-



Abb. 141. Trachypogon-Savanne der Llanos (Guarico, 110 m); Horstweiser Wuchs von *Trachypogon* sp. (mit zwei Ähren) und *Axonopus* (vielährig); in den Lücken zwischen den Horsten Rasengräser (*Eragrostis*); im Hintergrund das Laub einer „Waldinsel" der „Parklandschaft".

gebiet zusammen. In beiden Fällen ist die Biomasse der Gräser (28 bzw. 30%) stark reduziert.

In der extrem artenarmen Halophytensavanne des karibischen Strandgürtels stehen den 3 Gramineenarten (*Sporobolus virginicus, Sporobulus pyramidatus* und *Cenchrus pilosus*) nur eine Cyperacee (*Cyperus haspan*) gegenüber, die auch der Biomasse nach (10%) unbedeutend bleibt.





Abb. 142. Drei Savannentypen von Venezuela; Bisekte, halbschematisch. A. Alljährlich überschwemmte Savanne von Duragua, Apure. B. Artenarme semiaride Savanne nahe Canaima. C. Sogenannte Pseudosavanne von Guayaracas (Auyantepui-Gebiet), gramineenarm.
Arten von Profil A: a = *Axonopus purpusii*, b = *Sorghastrum parviflorum*, c = *Polygala aristeguietae*, d = *Sporobulus indicus*, e = *Panicum versicolor*, f = *Ipomoea reptans*, g = *Wedelia brasiliensis*, h = *Borreria capitata*, i = *Turnera ulmifolia*, k = *Phaseolus lathyrioides*. Arten von Profil B: a = *Axonopus* cf. *chrysoblepharus*, b = *Rhynchospora* spec., c = *Bulbostylis paradoxa*, d = *Echinolaena inflexa*, e = *Ichthyothere terminalis* (Compositae). Arten von Profil C: a = *Nietneria corymbosa*, b = *Scleria cyperina*, c = *Syngonanthus tricostatus*, d = *Paepalanthus fraternus*, e = *Panicum Tatei*, f = *Xyris bicephala*, g = *Sporobulus cubensis*, h = *Xyris guinanensis*, i = *Thurnia polycephala*, k = *Everardia vareschii*.

Im Beispiel der westafrikanischen Savanne (zit. nach ROLAND 1967) ist die Artenzahl nicht angegeben, die Diagramme lassen jedoch vermuten, daß es sich hier um eine artenreiche semiaride Savanne handelt, in der das Verhältnis der Gramineen zu den übrigen Pflanzen sowohl der Artenzahl als der Biomasse nach ähnlich ist, wie etwa in einer artenreichen Savanne der südamerikanischen Llanos.

Um die Physiognomie solcher Savannen anschaulich zu machen, gibt Abb. 142 drei Savannentypen Venezuelas als halbschematisches Bisekt wieder.

Die Überschwemmungssavanne aus dem Apuregebiet (Abb. 142 A) gehört mit ihren 48 Arten (von denen im Bisekt nur 10 getroffen sind) zu den Savannen mit mittlerer Artenzahl. Der Boden bekam durch die immer wieder eintretenden Quellungs- und Entquellungsprozesse ein bewegtes Mikrorelief. Gräser und Nichtgräser stehen in derselben Feldschicht miteinander in Wettbewerb.

Dagegen zeigt die *Axonopus*-Savanne aus der Gegend um Canaima (Abb. 142 B) mit ihren 70 Arten eine räumliche Differenzierung: In den flachen Senken dominiert die auffallende Lebensform der „Stockschöpfe" („Caulirossulas" nach CUATRECASAS (1949) – *Bulbostylis paradoxa*), während die ganze übrige Fläche von Gräsern und Sauergräsern beherrscht wird.

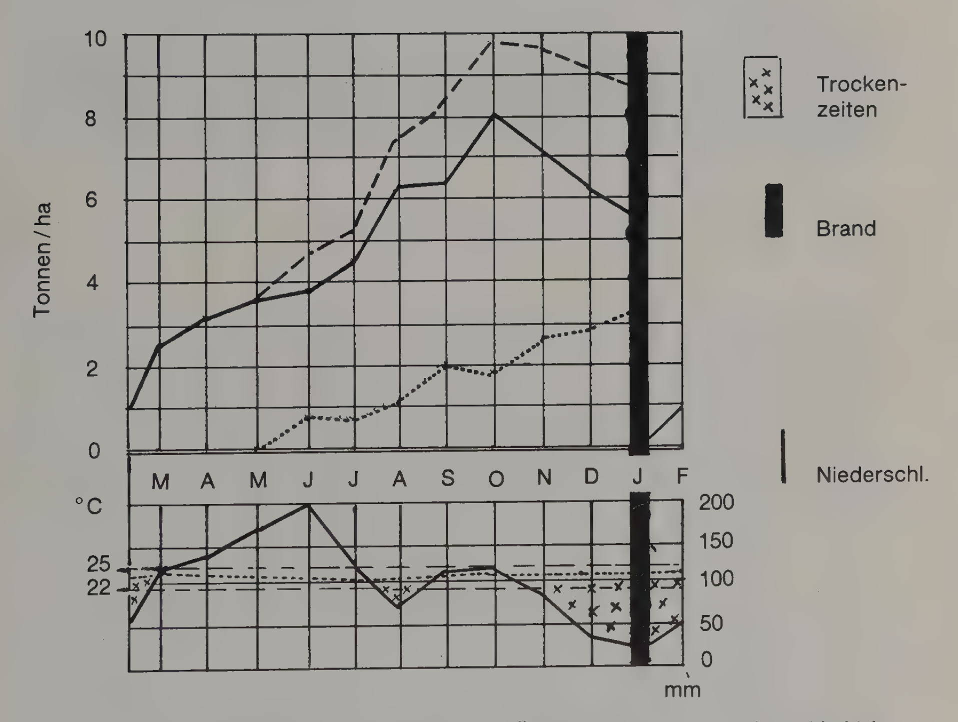


Abb. 143. Afrika, Elfenbeinküste, Savanne. Oben: Änderung der Biomasse der Feldschicht mit der Jahreszeit. Ausgezogene Linie: lebender Anteil; punktiert: dürrer Anteil; gestrichelt: Gesamtmasse. Unterhalb der Monatszeichen: Monatliche Niederschlagskurve (ausgezogen) und monatliche Mitteltemperatur (punktiert) – xxx = Trockenzeiten (nach M. LAMOTTE 1975).



Abb. 144. Obstgartensavanne der Llanos von Venezuela; Feldschicht: Trachypogonetum; Bäume: Die Palme *Astrocaryum vulgare*, zwei kleine „Mantecos" Malpighiacee *Byrsonima crassifolia*, rechts die Dilleniacee *Curatella americana* (vgl. Abb. 145).

Das dritte Beispiel betrifft die erwähnte Pseudosavanne (Abb. 142 C). Die verschiedensten an der Pflanzendecke beteiligten Pflanzenfamilien weisen graminoide Blätter auf, ohne Gramineen zu sein. Die Individuen stehen meist etwas isoliert, so daß man vermuten darf, daß der eigentliche Wettbewerb sich statt in der Feldschicht in den Wurzelhorizonten abspielt.

In den genannten Beispielen wurde die Biomasse zur Zeit der optimalen Entfaltung der Feldschicht bestimmt. Je stärker das Faktorengefälle zwischen Trocken- und Regenzeit ist, desto abrupter ändert sich die Biomasse im Laufe des Jahres. Dabei setzt die alljährliche Zäsur des Brandes eine Art Nullpunkt, der meist mit der Kulmination der Trockenzeit zusammenfällt. In dem Beispiel von Abb. 143 (Elfenbeinküste nach LAMOTTE 1975) beginnt die Vegetationszeit mit dem Austreiben der Pflanzen im Februar, wenige Tage nach dem Brand. Ab Mai fängt ein Teil der Vegetationsdecke an zu verdorren, so daß im Oktober – also noch ehe die große Regenzeit beginnt – die Stoffproduktion zurückgeht, bis schließlich zur Zeit des Brandes die Menge der toten und lebenden Pflanzenmasse ungefähr gleich groß ist. Ein jährlicher Wechsel der Biomasse ergäbe sich jedoch auch ohne Brand: Am Ende der Trockenzeit scheint dann die Masse der dürren Feldschicht zunächst das Aufkommen der lebendigen Grasnarbe zu behindern. In dem Maße, in dem die feuchte Wärme der Regenzeit die toten Pflanzenteile verrotten läßt,

fördern sie jedoch als Kompost die jungen Stoffproduzenten, so daß sich das Abbrennen auch durch die zeitweilige Hemmung durch das Altstroh nicht rechtfertigen läßt.

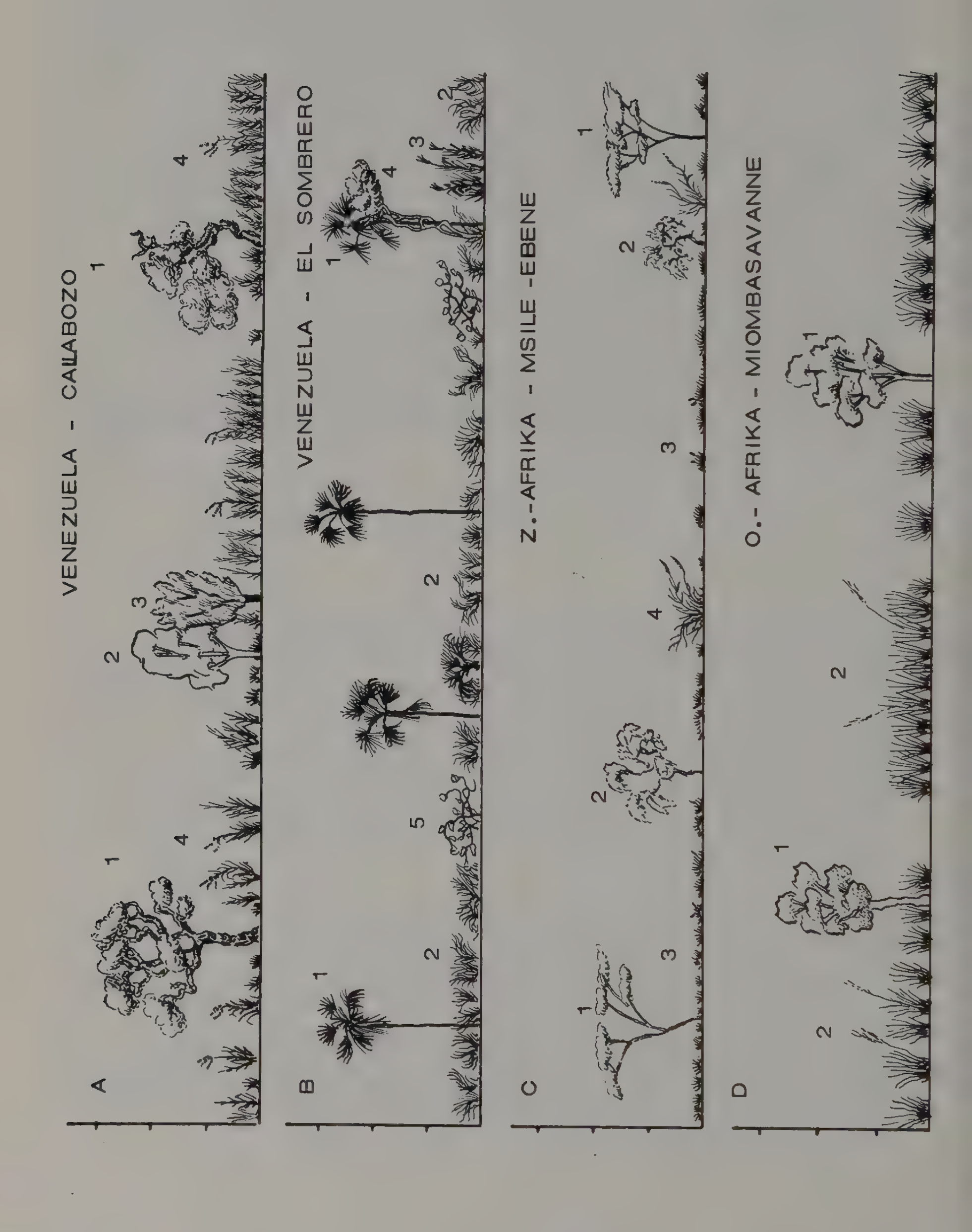
2.4.2 Die Obstgartensavannen

Während die „Waldsteppe" im Steppengürtel der Erde eher die Ausnahme gegenüber den baumlosen Grasebenen bildet, wird in den Tropen die reine Feldschichtsavanne weit seltener angetroffen als die Gehölzsavanne, die wegen der scheinbar abgezirkelten Abstände der Bäume treffend als „Obstgartensavanne" bezeichnet wird (Abb. 144). Gehölzsavannen müssen nicht immer hochgewachsene Bäume aufweisen, sie können auch „verbuschen" (WALTER 1973) und dann von Sträuchern, Hochstauden und Dornbusch bestanden sein. Oft ist solche Verbuschung nur ein Sukzessionsschritt zur eigentlichen Baumsavanne: Die Sträucher sterben ab, wenn die Konkurrenz um das Bodenwasser mit den sich ausbreitenden Einzelbäumen beginnt. In den afrikanischen und asiatischen Savannen sind die Bäume meist laubabwerfend, in den Llanos von Venezuela und den „Campos cerrados" von Brasilien sind die immergrünen Arten (*Curatella americana* (Abb. 145 A1), *Byrsonima crassifolia* und *Casearia sylvestris*) dominant. Die ebenfalls häufige *Bowdichia virgiloides* (A3) ist laubabwerfend. Savannenbäume sind meist niedrig (2–5 m), zeigen ein verworrenes Astwerk und geringen Kronenraum. Ihr Wurzelwerk dagegen ist weit ausgreifend und reicht tief in den Boden hinab. In den Llanos Venezuelas stellt man *Curatella*-Wurzeln noch in 6 m Tiefe fest. Während ein normales Horstgras (A4) nur den Bruchteil eines Kubikmeters Boden ausbeuten kann, erfassen die Wurzeln der Llanosbäume, wenn sie – wie häufig – beispielsweise 50 m Abstand einhalten, ein Bodenvolumen von 3000 Kubikmetern! So kann ein *Curatella*-Baum auch noch am Ende einer langen Trockenzeit tagsüber immer noch rund 10 l Wasser durch Transpiration verlieren (VARESCHI 1960). Das in dem riesigen Bodenvolumen gespeicherte Haftwasser reicht also aus, um sein immergrünes Laubwerk vor dem Vertrocknen zu schützen – es genügt aber nur dann, wenn der Abstand von Baum zu Baum so groß ist, daß jeder von ihnen das genannte Bodenvolumen ausnutzen kann. *Der zunächst so überraschende regelmäßige Abstand der Bäume der Obstgartensavanne ist also nur der Ausdruck eines fein abgestimmten ökologischen Gleichgewichtes.*

Dieses biologische Gleichgewicht zwischen den distanzierten Bäumen und den verschiedenen dichten Feldschichten führt in weit auseinanderliegenden Erdstrichen immer wieder zu denselben physiognomischen Strukturen, von denen einige in Abb. 145 A–G dargestellt sind.

Abb. 145 A zeigt einen Bisekt durch die Savanne von Calabozo in den venezolanischen Llanos: In der Baumschicht: *Curatella americana (Dilleniaceae)* Nr. 1, *Byrsonima crassifolia (Malpighiaceae)* Nr. 2, beide immergrün, und der laubabwerfende Alcornoque-Baum *Bowdichia virgelioides (Papilionaceae)* Nr. 2; in der Feldschicht dominieren *Trachypogon*-Arten Nr. 4.

Abb. 145 B: Feuchter Savannentyp in der Nähe: *Copernicia tectorum (Palmae)* Nr. 1; rechts ein Exemplar mit Baumwürger (*Ficus prinoides*) Nr. 4; in der Feldschicht (Nr. 2–3) *Andropogon-*, *Echinochloa-*, *Panicum-* und *Paspalum*-Arten; zwischen diese Gramineen besonders bei zu starker Beweidung eingesprengt: Ipomoea fistulosa Nr. 5.


A
VENEZUELA - CALLABOZO
B
VENEZUELA - EL SOMBRERO
C
Z.-AFRIKA - MSILE -EBENE
D
O.- AFRIKA - MIOMBASAVANNE

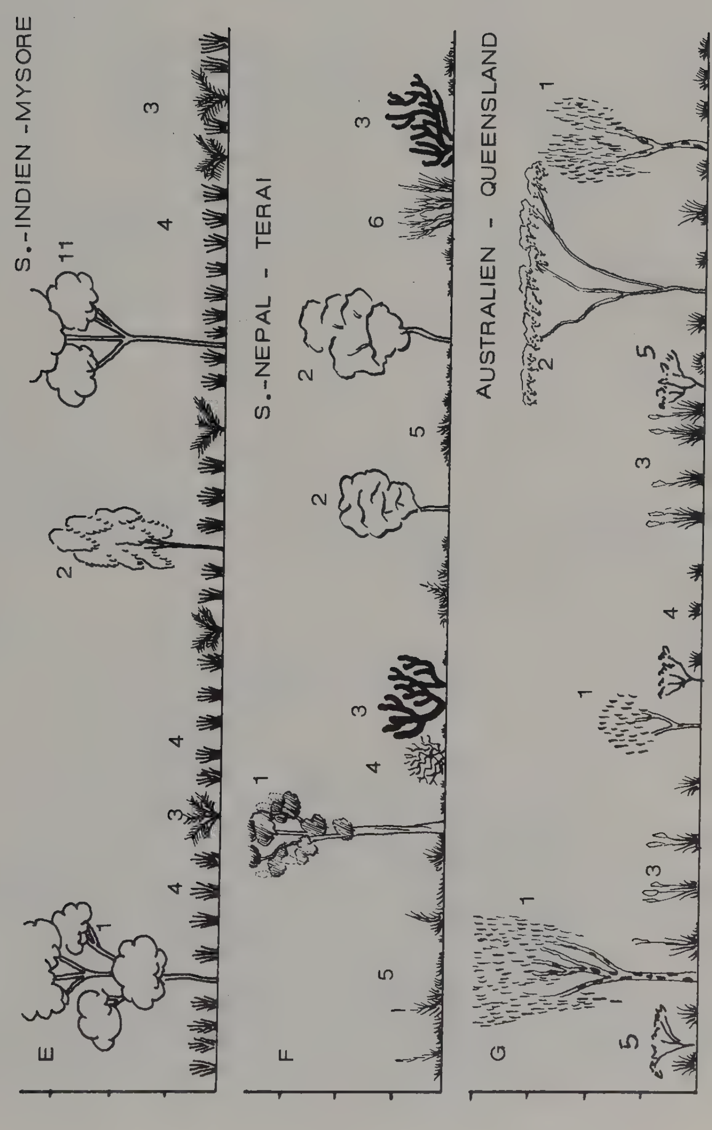


Abb. 145. Bisektreihe durch verschiedene Savannentypen (sog. Obstgartensavannen).

Abb. 145 C: Savanne vom Msile, Afrika, *Acacia raddiana* Nr. 1 und *Balanites aegyptica* Nr. 2 in der Baumschicht; *Cenchrus biflorus* Nr. 3 und *Aristida stipoides* Nr. 4 in der Feldschicht (nach WHITE 1968 – 16° 20′ n. Br. 9° 22′ w. L.)

Abb. 145 D: Ostafrikanische Baumsavanne mit *Piliostigma* spec. *(Caesalpiniaceae)* und einer Rubiacee Nr. 1. In der Feldschicht vorherrschend Horstgräser vom Genus *Hiparrhenia* (LAMOTTE 1975).

Abb. 145 E: Südindische Baumsavanne: Bäume: *Bridelia retusa (Euphorbiaceae* Nr. 1), *Emblica officinalis* (Nr. 2), *Anogeissus latifolia (Combretaceae)* Nr. 11; in der Feldschicht *Cymbopogon coloratus* Nr. 4, dazwischen *Phoenix humilis* Nr. 3 (nach GAUSSEN 1961).

Abb. 145 F: Die Baumsavanne des „Teray“. Der Teray ist ein flaches Schwemmland, 200 m über dem Meere im Grenzgebiet zwischen Nepal und Indien. Bäume: *Cordia* spec. Nr. 1, *Tecomella undulata* Nr. 2, als adventive Sukkulente *Euphorbia caducifolia* und *Capparis decidua* (Nr. 3, 4); In der Feldschicht eine Mischung von einjährigen und ausdauernden Gräsern Nr. 5 und 6; z.B. *Aristida* spec. *Perotis indica, Schisma nervosum* etc. (VARESCHI-Feldbuch).

Abb. 145 G: Australische Baumsavanne mit *Eucalyptus loxophleba* Nr. 1, *Acacia acuminata* Nr. 2 und den Gräsern: *Andropogon sericeus* Nr. 2 und *Tiraphis mollis* Nr. 3 (nach DIELS 1906).

Zwischen den Bäumen und den Gräsern der Savanne besteht kein direkter Wettbewerb: Über der Erde reicht das Licht für beide Komponenten, und in der Erde nutzen die Holzpflanzen und Gräser verschiedene Bodentiefen aus.

Obstgartensavannen gibt es nicht nur in der Ebene, sondern auch im Hügelvorland der tropischen Gebirge. Die günstigste Wasserversorgung findet sich in diesem Hügelland in den Tälchen zwischen den Erhebungen. Von dort gegen die Hügelkuppen zu wird der Wasserhaushalt immer ungünstiger. Diesen ganz *allmählichen* Übergang von nahezu optimalen zu nahezu pessimalen Bedingungen beantwortet die Vegetation häufig mit scharfen Grenzen (Abb. 146). Auf den immergrünen Schluchtwald (3) folgt unmittelbar der trockenkahle Hangwald (2) und auf diesen – ebenso übergangslos – die Obstgartensavanne (1): Von einem ganz bestimmten Ausmaß des Wassermangels an kann der dichte Wald trotz des wassersparenden Laubabwurfes während der Trockenzeit nicht mehr durchhalten, und genau an diesem Punkt beginnt die Savanne mit ihrem immergrünen, aber dafür weitabstehenden Baumbestand.

Dieses Entweder-Oder der biologischen Reaktion auf einen allmählich abgewandelten abiotischen Faktor, diese Tendenz zur „ökologischen Polarisierung“ – führt nicht nur hier, sondern überall in der Welt zu mosaikartig miteinander alternierenden Pflanzengesellschaf-

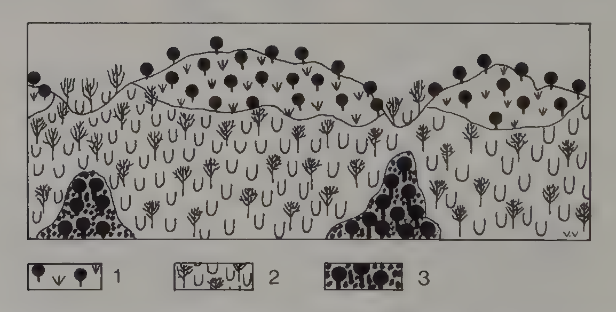


Abb. 146. Scharfe Bestandesgrenzen bei allmählichem Übergang der Standorteigenschaften. 1. Obstgartensavanne, 2. Trockenkahler Wald, 3. Immergrüner Schluchtwald (Hügelzone bei La Victoria, Venezuela, 800 m ü. M.).

ten. Im kleinen Maßstab spiegelt z.B. in den Föhrenwäldern der Alpen die scharfe Grenze in der Feldschicht zwischen den *Erica carnea*-Siedlungen und den *Carex-alba*-Flecken dieselbe Gesetzesmäßigkeit wieder, welche Abb. 146 für äquatornahe Regionen darstellt.

In den Llanos sind die Abstände der Bäume nicht immer so regelmäßig wie in den geschilderten Modellfällen. Es kommt stellenweise zu dichteren und dann wieder zu sehr weitlückigen Baumbeständen innerhalb der Savanne, ohne daß man eine Ursache dafür aus den Gegebenheiten der Landschaft ablesen könnte. Ähnliche Unregelmäßigkeiten sind aus Afrika, Australien und Indien bekannt geworden. In vielen Fällen sind die dafür entscheidenden Faktoren erkannt worden; zwei davon als Beispiel:

- In den Llanos finden sich im Boden fossile Lateritkrusten (sog. Arrecife), die das Bodenprofil, ähnlich dem Ortstein der nordwestdeutschen Heide – nur viel einschneidender – unterbrechen. Auch in den Savannen der Regenwaldgebiete Afrikas (Rolyns 1936) und Australiens, besonders aber in denen Indiens (Walter 1973) sind solche unterirdische Zwischenböden von großem Einfluß auf das Gleichgewichtssystem der Baumsavannen. Die Lateritkrusten sind meist nicht geschlossen, sondern weisen Lücken, Verwerfungen und Zersetzungsstellen auf, die den Wurzeln der Bäume stellenweise mehr Zugang zur Wasserversorgung aus den tieferen Bodenschichten freigeben als in der übrigen Savanne,



Abb. 147. Verschiedene Typen von Termitensavannen in Venezuela; halbschematische Bisekte. A. *Axonopus*-Savanne der Llanos. Arten: *Axonopus* spec. (a), *Andropogon semiberbis* (b), *Echinolaena inflexa* (c), *Setaria* spec. (d). B. Flachbauten der Termitensavanne am Rio Churani. C. Bis 3 m hohe Termitenbauten südöstlich Yutajé. Arten: *Curatella americana* (a), *Palicourea rigida* (b), *Bulbostylis paradoxa* (c), *Eragrostis maypurensis* (d), *Cordia* spec. (e), *Echinolaena inflexa* (f), *Henrietella longistyla* (g).

wo intakte Lateritlagen den Baumwuchs zurückhalten (FOLDATS 1965). Nur wenn die Verhärtungsschichten ganz nahe der Bodenoberfläche liegen, beeinflussen sie auch die Grasschicht der Savanne: Dann treten die Gramineen zurück, Cyperaceen und Eriocaulaceen sowie dürftige einjährige Kräuter bilden eine Pflanzendecke von äußerst geringer Produktivität.

- Entgegengesetzt der Wirkung der Laterithorizonte ist die der Termiten: Sie lockern den Boden auf, fördern seine Durchlüftung und halten einen unterirdischen Nährstoffkreislauf in Gang. Termitensavannen sind von TROLL (1936) u.a. aus Afrika und Australien (GLOVER 1964; GOODLAND 1965) beschrieben worden. In Venezuela finden sich drei Arten von Termitenbauten (Abb. 147). Am wenigsten sind die spitzen und meist unter 1 m hohen Nester, die in den Savannen des Orinocobeckens weit verbreitet sind, wirksam. Der Graswuchs verdeckt sie und wird von den Bauten kaum merklich beeinflußt (Abb. 147 A). Dagegen erzeugen die auf weite Strecken hingebreiteten Flachhügelbauten (Abb. 147 B) ein deutliches Vegetationsmosaik: Dürftige Grasdecke zwischen den Bauten, fast kahle Neigungsflächen und mit Stauden und Kräutern bestandene Kuppen. Am deutlichsten begünstigen die bis 3 m hohen Termitenbauten südöstlich Yutajé die Ausbildung eines eigenartigen Vegetationsmosaiks (Abb. 147 C). Im Zentrum der Baukörper steht meist ein offensichtlich reichlich versorgter Baum, um den herum sich eine Insel üppiger Vegetation gebildet hat, die sich von der dürftigen Vegetationsdecke der übrigen Savanne deutlich abhebt.



Abb. 148. Flache, dicht bewachsene Hügel der Termitensavanne der venezolanischen Guayana.



Abb. 149. Bis 3 m hohe Termitenbauten am Standort eines *Curatella*-Baumes der Obstgartensavanne von Yutajé (Südvenezuela).

2.4.3 Diversität und Produktivität der Savannen

Die Savannen stehen nicht nur geographisch zwischen Wald und Wüste; sie halten auch in ihrer weitgespannten Diversität die Mitte zwischen der „heilen Welt" der Wälder und dem vom Menschen eifrigst erweiterten Terrain der Verwüstung. Der Stellenwert ihrer Mannigfaltigkeit läßt ihre oft bedenkliche Rolle in unserer Umweltauffassung und Umweltgestaltung erkennen: Während der Zahlenspiegel der Tropenwälder ganz verschieden von dem der extratropischen Waldtypen ist, überrascht der der Savannen, Steppen und Wiesen durch seine weltweite Gleichförmigkeit. Arten- und Blattformenzahl, Diversitätsindices der graminioden Pflanzendecken sind einander überall ähnlich und sind dabei auch für optimumnähere Vegetationstypen fast immer Signale der Gefahr : Es kann sich zum Beispiel dabei um die Höhenregion der Alpenmatten, welche die obere Grenze der Wälder und die untere der Alpenrosenheiden bedrängen, oder um Savannen, die auf ehemaligem Waldland die Voraussetzungen schaffen, um das Vordringen von unfruchtbarem Dornbusch oder Sukkulentensteppen einzuleiten, handeln.



Abb. 150. *Gynerium sagittatum*-Bestände der Flußufer des venezolanischen Mittellandes.

Nicht nur für die Savannen, sondern auch für die von Gräsern beherrschten Vegetationstypen der gemäßigten Zonen liegen die Artenzahlen meist zwischen 20 und 80. Selten übersteigen sie die Zahl 100. Hier wie dort gibt es auch artenarme Grasfluren: etwa das auf Seite 253 erwähnte *Caricetum albae* der Voralpen (VARESCHI 1931) mit 3–12 Arten oder das *Agrostidetum humboldtianae* der Küstenkordillere Venezuelas (VARESCHI 1955) mit 6–10 Arten. Auffallend ist, daß typische Einartgesellschaften in gemäßigten und kalten Zonen nur selten auftreten, bei den Savannen dagegen oft angetroffen werden. In Venezuela sind die *Sporobulus virginicus*-Savannen des Strandes, die *Gynerium sagittatum*-Röhrichte der Flußufer (Abb. 150), reine *Leersia hexandra-*, *Melinis minutiflora-* und *Panicum maximum*-Bestände – jeweils nur aus einer Art bestehend – eine häufige Erscheinung. Ähnlich wie bei den Waldtypen des Mangrovengürtels scheint auch bei den Savannen das für die Tropen so bezeichnende Abgleiten zur Einseitigkeit der Standortseigenheiten die Bildung von Einartgesellschaften zu begünstigen.

Tab. 17. Blattkategorien von 43 Arten einer tropischen Savanne (Axonopetum der Küstenkordillere von Venezuela) in Vergleich mit 29 Arten einer mitteleuropäischen Wiese (Festucetum des schweizerischen Mittellandes nach LÜDI 1934). Die Werte der Wiese sind in Klammern gesetzt.

Nr.	Kategorien	%
	Größen:	
2	makrophyll	3 (0)
3	mesophyll	19 (2)
4	mikrophyll	57 (33)
5	nanophyll	17 (60)
6	leptophyll	4 (5)
8	Rand (gez. od. gek.)	30 (53)
	Formen:	
10	Normalblatt	48 (15)
12	Langblatt	10 (12)
13	Grasblatt	23 (21)
14	Kleinflächenblatt	5 (3)
16	Vollflächenblatt	9 (39)
17	Teilflächenblatt	5 (10)

Diversitätskennzahlen: Savanne 516, Wiese (348)

Auch die Mannigfaltigkeit der Blattformen ist in gemäßigten und tropischen Grasfluren erstaunlich ähnlich. Tab. 17 gibt nur zwei Beispiele, die jedoch beliebig vermehrt werden könnten, ohne daß die Unterschiede sich wesentlich verändern würden. Das tropische *Axonopetum aurei* der Küstenkordillere (nach eigenen Aufnahmen) wird dem kühl-gemäßigten *Festucetum rubrae* (nach LÜDI 1934) gegenübergestellt. In beiden Fällen kommen dieselben 12 Blattkategorien vor; die graminoiden Blattformen, die der Menge nach in beiden Fällen dominant sind, sogar in fast derselben Artenzahl. Unterscheidend ist für die Savannen die hohe Zahl der Arten mit Normalblattform (48%), für die europäischen Wiesen dagegen die der Vollflächenblätter (39%) unter den Grasbegleitern. Blätter mit gezähntem Rand sind ähnlich wie bei den meisten tropischen Waldtypen auch in den Savannen seltener als in den Wiesen (hier 30% gegen 53% der letzteren!). Auch entwickeln die meisten Savannen Blätter höherer Größenklassen als die Steppen und Wiesen.

Da die Arten- und Blattformenzahlen die Grundlage für den Diversitätsindex sind, überrascht es nicht, daß auch dieser in beiden Zonen bei großer Varianz ähnliche Grenzwerte erreicht! Der Index liegt meist zwischen 3 und 800. Im Falle unseres Beispiels für die Savanne bei 516, für die Wiese bei 348. Ausnahmsweise können auch in tropischen Savannen C_d-Indices unter 3 und bis 1300 aufscheinen; die hohen Diversitätsindices der Optimumwälder werden jedoch nirgends erreicht.

Der Minimalraum, der ausreicht, damit sich eine Savanne genügend repräsentiert, ist um so größer, je massiger die beteiligten Pflanzenindividuen sind und je

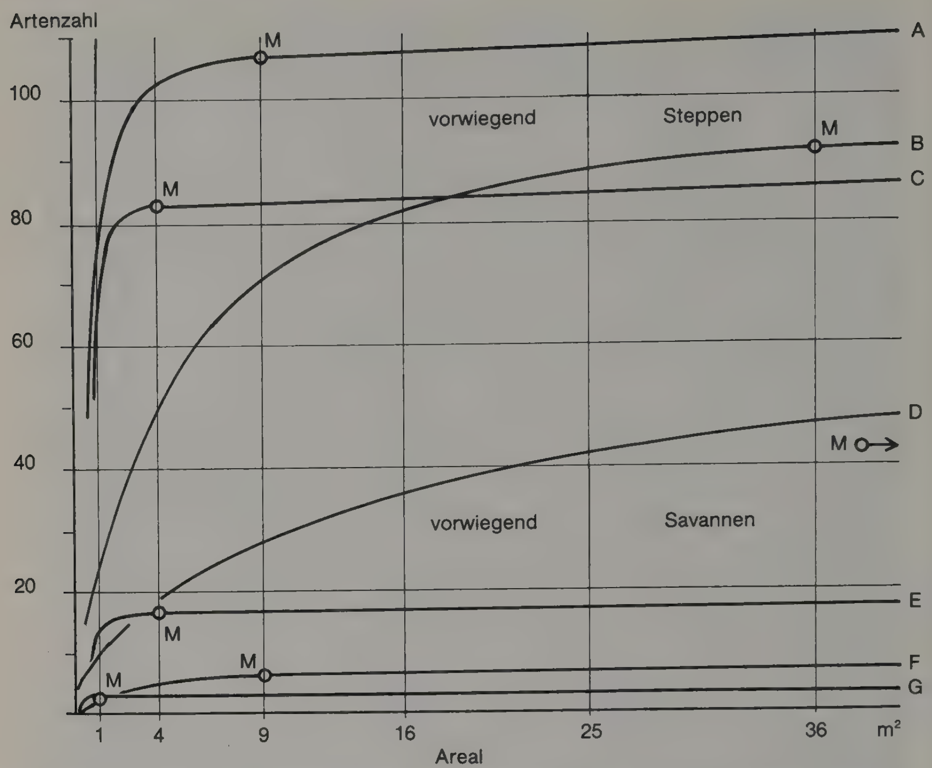


Abb. 151. Artenzahl-Areal-Beziehung bei Steppen und Savannen. A. Artenreiche Steppe, Südrußland (nach ALECHIN 1953). B. Artenreicher alpiner Rasen (Caricetum ferruginei, Schweiz). C. Artenreiche Fettwiese (Tirol). D. Artenreiche natürliche Savanne (venez. Guayana). E. Brandsavanne (Calabozo, Venezuela). F. Artenarme Savanne, inselartig isoliert im Waldgebiet (Guayana). G. Extrem artenarme Halophytensavanne des karibischen Strandes. M = Werte für den Minimalraum.

weiter ihr Abstand voneinander ist. Beide Parameter sind in den Savannen größer als in den Steppen und Wiesen. Abb. 151 zeigt typische Art-Arealkurven von Steppen und Wiesen einerseits (A–C) und Savannen andererseits (D–G), sowie die ungefähre Lage der Minimiareale (M.). Hier endlich scheint sich ein vegetationsanalytisch faßbarer Unterschied zwischen Steppen und Savannen abzuzeichnen. Der Hiatus zwischen den beiden Kurvenscharen erklärt sich durch die im Verhältnis zu Wiesen und Steppen größeren Pflanzenindividuen der Savannen und durch die bekannten kahlen Stellen zwischen den Grashorsten der Savannen, besonders in semiariden Gebieten. So kommt es, daß z.B. in artenreichen Typen der russischen Steppe bis zu 77 Arten auf einem einzigen Quadratmeter vorkommen bei einer Gesamtartenzahl von über 120 Arten (ALECHIN 1935), und daß eine Savanne mit ähnlicher Artenzahl (VARESCHI 1970) auf einem Quadratmeter nur 3–15 Arten aufweist. Die Art-Arealkurve artenreicher Savannen steigt daher auch nur ganz langsam, so daß das Minimiareal viel größer wird als in den Steppen. In unserer Kurve D liegt der entsprechende Punkt sogar außerhalb des graphischen Bil-

des bei 100 m². Auch die Minimiareale, die VELASQUEZ (1965) für die Savannen von Calabozo (Llanos von Venezuela) bestimmt hat, liegen zwischen 36 und 100 m². In artenarmen Savannen dagegen nimmt die Artenzahl-Arealkurve schon nach den ersten Probeflächen einen nahezu horizontalen Verlauf an (Kurven E–G). Stark vom Menschen (Brand, Beweidung) beeinflußte Savannen zeigen zu Anfang einen ähnlich starken Kurvenanstieg wie die Wiesen und Steppen, während sich die natürliche Savanne (D) nur ganz allmählich – gleichsam asymptotisch – dem Niveau der endgültigen Artenzahl nähert. F zeigt den Kurvenverlauf einer mitten im Amazonaswald von andern Savannengebieten weit abliegenden „Inselsavanne“, die zwar artenarm, jedoch in sich sehr gleichmäßig ist. Schließlich zeigt die Kurve G den Typus der extrem artenarmen halophytischen Strandwiesen am Ufer der karibischen See.

Die Untersuchungen über die Savannen als Ökosysteme und ihre Nahrungsketten fehlen in Venezuela noch völlig. Erste Ergebnisse liegen m. W. vor allem aus Afrika vor (LAMOTTE 1975). Die Savannen des Lamto-Gebietes der Elfenbeinküste sollen als Beispiel erwähnt werden (vgl. Abb. 143). Sie sind allerdings insofern für natürliche afrikanische Steppen nicht repräsentativ, als dort die großen Pflanzenfresser (Büffel, Elefanten, Nilpferde, Antilopen etc.) als Konsumenten keine Rolle mehr spielen, weil sie durch den Menschen vertrieben wurden. Die Biomasse der verbliebenen tierischen Konsumenten (Termiten, Regenwürmer, Insekten etc.) macht daher hier nur 1,3% der gesamten Biomasse aus. Schätzungsweise dürfte die Biomasse der Konsumenten in natürlichen Savannen derselben Klimalagen ein Vielfaches davon erreichen, wenn die natürlichen Bestände an Weidetieren sich auf die Biomasse der Stoffproduzenten der Savanne ungestört eingestellt haben. Daß die Savanne trotz des Fehlens der Wildweide im Gleichgewicht bleibt, liegt bei dem humiden Wärmeklima an der intensiven Tätigkeit der reduzierenden Bakterien und Pilze, so daß der organische Überfluß auch ohne den Umweg über den Tiermagen bewältigt wird. In trockenen tierreichen Savannen Afrikas ist zu vermuten, daß die Biomasse einen noch höheren Prozentsatz erreicht.

Trotz der großen Zahl von wissenschaftlichen Arbeiten, die sich mit den tropischen Savannen beschäftigen (O. HUBER führt 1974 allein für Lateinamerika 2136 Nummern an!) stehen wir gerade, was die Savannen als Ökosysteme und ihren weltweiten Vegetationsvergleich betrifft, noch am Anfang: Hier ist jeder noch so kleine Fortschritt noch immer eine Herausforderung, neue Probleme auf neuen Wegen anzugehen.

2.5 Örtlich beschränkte Pflanzendecken

Das Großklima entfaltet sich in weiten Räumen. Die vom Großklima bedingten Schlußgesellschaften sind derart auf klimatische, geomorphologische und edaphische Bedingungen abgestimmt, daß sie für lange Zeitperioden ihr dynamisches Gleichgewicht wahren: Wir sprechen von der Klimaxvegetation, genauer vom Großklimax. Beispiele dafür sind die meisten der bisher besprochenen Wald-, Gehölz-, Savannen- und Páramo-Pflanzengesellschaften.

Es gibt aber auch eine örtlich beschränkte Klimaxvegetation, die nach TÜXEN (1933) als Paraklimax bezeichnet wird. Außerdem kann eine gut definierbare Pflanzengesellschaft auch nur zeitweise auftreten, sei es als einzelnes Stadium ei-

ner langfristigen Vegetationsentwicklung, sei es als eine Pflanzengesellschaft, die unter Bedingungen möglich wurde, welche sich nur kurzfristig realisieren. Derartige Vegetation repräsentiert dann nur eine zeitlich begrenzte Zustandsform, eine Vegetationsphase. Paraklimax und Vegetationsphase sind selten großräumig entwickelt. Ich fasse sie daher unter dem schlichten Ausdruck „örtlich begrenzte Pflanzendecken" zusammen. Sie sind auf der ganzen Erde verbreitet und gerade in den Tropen als mannigfaltige Einsprengsel in den verschiedensten Klimaxgesellschaften zu finden. Da eine auch nur annähernde Vollständigkeit ihrer Behandlung nicht möglich ist, werden im folgenden fünf bezeichnende Beispiele in gestraffter Form angeführt. Die Kürzung besteht vor allem darin, daß nur die wesentlichsten ökologischen Faktoren und Leitpflanzen angeführt und statt der statistischen Daten der Art- und Blattanalysen nur die daraus resultierenden Diversitätskennzahlen angegeben werden.

2.5.1 Der Galeriewald

Der Boden in der Nähe der Flüsse und Seen bleibt ständig feucht. Auch im Gebiet vorherrschenden Savannenklimas, wo der Niederschlag den Oberboden nur kurzfristig feucht hält, entsteht in Ufernähe eine Vegetation, die niemals unter Wassermangel, dafür aber häufig unter Sauerstoffmangel in den Wurzelhorizonten leidet. In höheren Breiten sind es die Auenwälder, Röhrichte und Riedsümpfe, in den Tropen die Palmsümpfe und Galeriewälder, die sich unter diesen Bedingungen bilden. Da sich jedoch Wasserläufe ohne menschliche Verdämmung ständig verlegen, Altwasser zurücklassen und neue Flußbetten suchen, hat der Galeriewald nur den Rang eines Paraklimax.

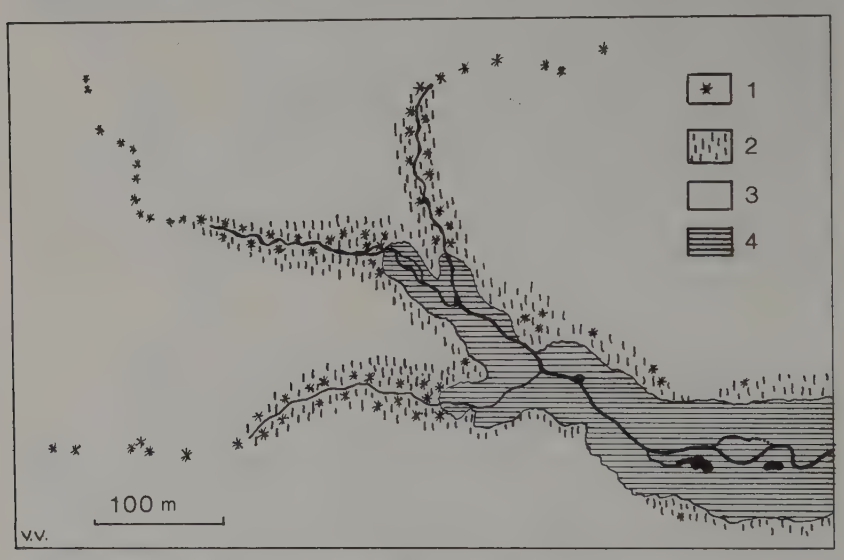


Abb. 152. Anfänge eines Flußsystems in den Llanos von Venezuela (nach Luftbeobachtung). 1. Palmen (*Mauritia minor*), die den noch unterirdischen Wasserlauf anzeigen; Unterwuchs = 3. 2. Immergrüne Cyperaceen- und Gramineenhorste. 3. Savanne während der 4–5 Monate der Trockenzeit dürr. 4. Galeriewald.



Abb. 153. Galeriewald von *Mauritia minor* der Llanos.

Die Palmsümpfe Venezuelas durchziehen – aus der Luft betrachtet – die Llanos wie ein vielfach verästeltes Adernetz. Dabei beginnt die Palmenvegetation (*Copernicia tectorum*, *Mauritia minor* und *flexuosa*) oft schon in der offenen und in der Trockenzeit dürren Savanne ohne andere Galeriepflanzen (Abb. 152). Sie markieren so unterirdische Wasserläufe, ohne eine eigene Pflanzengesellschaft zu bilden. Es ist vielmehr die typische Trockensavanne, die gleichförmig unter ihnen durchzieht. Erst wo der Wasserlauf an die Oberfläche gelangt, kommt es zunächst zu flachmoorartigen Ried- und Grassümpfen als Unterwuchs und schließlich zum echten Galeriewald, in dem die Palmen zunächst noch dominieren, weiterhin aber schließlich jenen Baumarten weichen, die auf den Klimaxwald des betreffenden Gebietes hinweisen. In diesen gereifteren Galeriewaldgebieten erreicht jedoch der Artenspiegel nicht völlig den Aspekt des Klimaxwaldes: Es sind immer nur wenige, an den zwar an sich nährstoffreichen, aber sauerstoffarmen, ständig zugeschlämmten Boden und an das häufig überschwemmte Gelände angepaßte Elemente, die der Galeriewald aus dem Artenbestand des Klimaxwaldes toleriert. Der Rest sind – besonders unmittelbar am Ufer – spezifische Grenzstandortpflanzen.



Abb. 154. Feldschichtloser Galeriewald des Caño Caridad am oberen Orinoco. Der Unterwuchs fehlt wegen der allzuhäufigen Überschwemmungen; die dunklen Knollen an den Bäumen sind Süßwasserschwämme (*Spongilla lacustris* vel. aff.).

Je nachdem der Fluß, der den Galeriewald bedingt, seinen Wasserstand stärker oder schwächer im Laufe des Jahres ändert, entstehen ganz verschiedene Galeriewaldtypen und -ausdehnungen. Im Oberlauf des Orinoco, wo sein Wasserstand nur wenig schwankt, ist der Galeriewald ein schmaler Ufersaum, während er im Unterlauf, wo der Unterschied zwischen Hochwasserstand und Tiefwasser bis 16 m ausmachen kann, riesige Flächen bedeckt.

Typisch für den Galeriewald ist sein Schichtdiagramm (Abb. 87 C): Die benachteiligte Schicht knapp über dem Boden, in der das Wasser immer wieder die meisten Keimpflanzen erstickt, ist pflanzen- und artenarm. Im Extremfall bleibt der Boden sogar pflanzenlos. So wird zum Beispiel der Galeriewald mancher Zuflüsse des oberen Orinoco so oft, so langdauernd und bis zu so hohem Wasserstand überschwemmt, daß eine Feldschicht nicht mehr aufkommen kann. Der Süßwasserschwamm *Spongilla* lebt hier am Grund der Baumstämme, und der Nachwuchs von Bäumen erfolgt nur während jener seltenen Trockenjahre, in denen die Überschwemmungen einmal eine Zeitlang aussetzen. Daher kommt es

auch, daß in solchen Galeriewäldchen bestimmte Altersklassen von Bäumen – Zeugen weit zurückliegender Trockenjahre mit möglicher Keimung – gehäuft auftreten. Auch an der oberen Grenze des Wasserstandes entwickelt sich zunächst nur eine schüttere Blattfülle, weil hier die Lichtverhältnisse ungünstig sind. Erst die Kronenschicht ist dicht, weil für die endlich hochgekommenen Bäume ganzjährig Wasser- und Nährstoffe zur Verfügung stehen. Nur daran, daß der Galeriewald fast immer deutlich niedriger ist als der zugehörige Klimaxwald, erkennt man die Wirkung begrenzender Faktoren, vor allem des Sauerstoffmangels. Abb. 87 C zeigt die Verhältnisse an den Ufern des Rio Caura dort, wo die Wasserstandsschwankung etwa 2 m ausmacht und der Galeriewald nur als etwa 30 m breiter Streifen ausgebildet ist.

Natürlich wirkt sich die chemische Zusammensetzung des Überschwemmungswassers auf die Galeriewälder aus. Weißwasserflüsse sind von ganz andern Baumarten begleitet als Schwarzwasserflüsse. Auch ist die Bestandeshöhe der Schwarzwassergalerien viel geringer. Da bei Schwarzwassergaleriewald der Boden nährstoffarm, grobkörnig und sauer bleibt, durchtränkt das Wasser den Boden noch ausschließlicher als in Weißwassergebieten. Die Folge ist besonders in Jahren mit langdauernder Überschwemmungszeit, daß seine Laubkronen, ähnlich wie in höheren Breiten durch den Herbst, sich verfärben.

Das Farbbild auf Tafel 5 (gegenüber Seite 112) zeigt diesen „Sauerstoffherbst", der für tropische Schwarzwasserflüsse typisch ist und bisher nicht beschrieben wurde, vom oberen Atabapo im Territorium Amazonas.

Vergleicht man die Diversität der umgebenden Klimaxvegetation mit jener der in ihr Gebiet eingebetteten Galeriewälder, so kommt man auf eine Diversitätskennzahl, die meist 30% niedriger ist als die des Klimaxwaldes. Dabei kann der Galeriewald rein äußerlich den Eindruck großer Üppigkeit machen. Beispiele:

Passatwald vom Rio Caura; Klimaxwald; Diversitätskennzahl 1170
Galeriewald dortselbst; Diversitätskennzahl 814
Schwarzwasserwald im Atabapogebiet; Diversitätskennzahl 280
Galeriewald dortselbst; Diversitätskennzahl 189

Der Galeriewald bleibt also seiner Diversität nach in Gebieten mit günstiger Wasserversorgung gegenüber dem Klimaxwald zurück. Dagegen kann er in Gebieten mit schwieriger Wasserversorgung höhere Diversität erreichen als die Klimax- oder Paraklimaxformation der Umgebung. Auch hierfür ein Beispiel:

Argalia spinosa-Wald bei Taliouine (Marocco)*; Diversitätskennzahl 124
Galeriewald an einem Wadi dortselbst; Diveritätskennzahl 210
Dornwald bei Barquisimeto (vgl. Seite 177); Diversitätskennzahl 420
Galeriewald dortselbst; Diversitätskennzahl 490

2.5.2 Vegetation der Tafelberge im Süden Venezuelas (Tepuis)

Der ganze Süden von Venezuela bildet heute noch ein riesiges Waldgebiet, das vor allem von feuchten Passatwaldtypen beherrscht wird. Daneben kommen Galeriewälder und – meist in alten Indio-Siedlungszonen – verarmte Savannen vor. Aus diesem Wäldermeer ragen wie einsame Inseln die Tepuis, die Tafelberge als wahre Landklippen heraus. Es gibt nach PHELPS 97 solche Landklippen von fast

---

* Expedition STIGLER – VARESCHI 1976



Abb. 155. *Vellozia tubiflora* am Fuß des Auyantepui (Guayaracas, 1000 m); ein „Grasbäumchen“ mit aus Adventivwurzeln bestehendem verzweigten Stamm. Als Beispiel für viele endemische Reliktarten, die man in den Gebieten der Tafelberge im Süden von Venezuela findet.

1500–3000 m Höhe, während die umgebenden Wälder nur 200–500 m über dem Meeresspiegel liegen. Die Tepuis sind Reste des vor Jahrmillionen abgewitterten Guayanaschildes. Auf ihren Hochflächen bilden sich als Verwitterungsprodukte quarzitischer Sandsteine nährstoffarme, saure Böden, auf denen bei halbwegs günstigem Großklima die verschiedensten Pflanzengesellschaften vorkommen und ein ökologisch durchschaubares Mosaik bilden, das jedoch keinerlei Ähnlichkeit mit den umgebenden Tieflandwäldern oder Savannen aufweist. Da sind die Pflanzengesellschaften der Felswände selbst, der Schwemmsande, der Hoch- und Flachmoore, der flachen Felswannen und der tiefeingeschnittenen Schluchten. Auch kann man bei dem lebhaften Felsrelief je nach den Lichtverhältnissen Pflanzengemeinschaften mit vollem Lichtgenuß bis zu solchen in höhlenartigen Standorten unterscheiden. Im ganzen also das Bild eines Vegetationsmosaiks nach kausal gut faßbaren Faktoren (Abb. 155). Das gilt aber nur für die westlich gelegenen, im Landesinneren aufragenden Tafelberge.

Auf den östlichen Tafelbergen, welche die höchsten und von den Passatwinden vom nahen Meer her bestrichenen Gipfelflächen tragen, ändert sich das Bild: Auch hier gibt es flachen und steilen Fels, feuchte Felswannen und steile Halden, trockene und feuchte Schwemmsande, stark saure und weniger saure Böden, Spalten und Schluchten, sonnige und tief verschattete Standorte. Aber fast auf der

Tab. 18. Vergleich zwischen einem westlichen (Auyántepui) und einem östlichen (unmittelbar den Passatwinden ausgesetzten) Tafelberg (Kukenántepui) im Süden von Venezuela

Vergleichsmerkmal	Auyántepui	Kukenántepui
Geographische Lage	5° 50' N 62° m 55' W	5° 10'N 60° 50'W
Höhe des Gipfelplateaus ü.d.M.	± 2300 m	± 2700 m
Mittlere Jahrestemperatur ca.	12,6 °C	8,4 °C
Mittlere Jännertemperatur ca.	6 °C	3,5 °C
Trockenzeitdauer	± 2 Monate	Fast 0
Jahresniederschlag	2400 mm	3700 mm
Böden	feinsandig	grobsandig
Passatwinde und Winderosion	mäßig	sehr stark
Vegetationsmosaik	vielgestaltig	einförmig
Anzahl der deutlich differenzierten Pflanzengesellschaften	ca. 24	1–5
Artenzahl auf dem Gipfelplateau	± 340	± 49
Diversitätskennzahlen der verschiedenen Pflanzengesellschaften zwischen	8 und 1300	2 und 180

ganzen Hochfläche und auf den verschiedensten Standorten findet sich ein und dieselbe Pflanzengemeinschaft, nämlich ein *Stegolepidetum guianensis.*

Besonders eindrucksvoll konnte ich diese Erscheinung bei der ersten Expedition, die die Hochfläche des Kukenántepui erreichte, beobachten. Die Expedition (Ch. Brewer) bearbeitete dabei ein Gebiet, in dem anthropogener Einfluß völlig ausgeschlossen war, da das Gipfelplateau noch nie von Menschen betreten worden war. Der Vergleich zwischen einem typisch westlichen Tepui (dem Auyántepui) und einem typisch östlichen (Kukenántepui) zeigt die klimatischen, geographischen und biologischen Unterschiede (Tab. 18).

Auf den westlichen Tepuis also ein jahreszeitlich wechselndes Klima und feinsandiger Boden, auf den östlichen ein Klima, in dem dauernde Kälte und Feuchtigkeit droht und der Boden grobsandig bleibt.

Die Pflanzendecke auf dem Auyántepui zeigt 24 deutlich unterscheidbare Pflanzengesellschaften, in denen jeweils von den insgesamt 340 Arten von Phanerogamen ganz bestimmte Gruppierungen vorkommen. Der Kukenántepui dagegen zeigt nur eine einzige, über recht verschiedene Standorte gleichmäßig verbreitete Pflanzengesellschaft, nämlich das erwähnte *Stegolepidetum.* Nur in ganz ausgefallenen ökologischen Nischen kommen außer der genannten noch vier weitere Pflanzengesellschaften vor. Dabei ist als elementare Ausrüstung für die Bildung der fünf Pflanzengemeinschaften nur ein Bestand von 49 Arten feststellbar. Die meisten von ihnen sind ausgesprochen euryözische Pflanzen.

Ein Beispiel einer Pflanzengesellschaft des Auyántepui gibt das *Cyrilletum racemiflorae.* Die Leitart besiedelt als Spalierstrauch flache Felspartien. Als Begleitpflanzen wurden in zahlreichen Beständen *Xyris guaianensis, Xyris bicephala, Tepuia tatei, T. vareschii, Conomopha* spec., *Ledothamnus guyananensis, Cephalocarpus longibracteatus, Parepalanthus fra-*

ternus und vier Arten von Flechten notiert. *Cyrillus* selbst ist eine euryözische Art, die gelegentlich auch in anderen Pflanzengesellschaften des Auyántepuiplateaus – hier aber nicht als Dominante – auftritt.

Auf dem Kukenántepui kommt *Cyrillum* ebenfalls vor – jedoch nicht als Leitart einer eigenen Pflanzengemeinschaft, sondern als eine der begleitenden Arten des allverbreiteten *Stegolepidetum*. In dieser Gesellschaft kommt sie auf offenen und geschützten Felsplatten, in Spalten und Schluchten, auf Schwemmsand und in Sümpfen, ja selbst in Höhlen und an Bachufern vor. Sie ist also hier nur großklimatisch bedingt, während sie auf dem Auyántepui mitsamt ihrem „Begleitstab“ ganz bestimmte Standorte als Dominante besiedelt.

Dieses Beispiel soll nur eine etwas ungewöhnliche ökologische Fragestellung aufwerfen, die weiter zu verfolgen – nicht nur in den Tropen – geeignet sein könnte, unser Verständnis für das Phänomen der pflanzensoziologischen Gruppenbildung zu vertiefen. Damit kehren wir zu den „Normalfällen“ unter den lokalen Vegetationstypen innerhalb der örtlich beschränkten Pflanzendecken zurück.

2.5.3 Rezente und fossile Dünen

Die Dünen des Meeresstrandes und die des Binnenlandes entstehen dadurch, daß vom Wasser Sand ans Land geschwemmt wird, der beim Austrocknen den Zusammenhalt verliert und von Luftströmungen um so mehr verfrachtet wird, je größer die Windgeschwindigkeit ist. Wird diese durch ein Hindernis herabgesetzt, so wird Sand abgelagert: Bei undurchdringlichen Hindernissen auf der Luvseite, also *vor* diesen, bei winddurchströmten, gitterartigen Hindernissen *hinter* diesen, also in Lee. Die so entstehenden unscheinbaren Primärdünen bilden nun selber ein Hindernis für neu abzusetzenden Sand, so daß eine immer höhere und massivere Düne entsteht, die zunächst die Form des Hügels hat. Bleibt der Windeinfluß weiter wirksam, so beginnt die Düne zu „wandern“. Da an den Rändern des Hügels weniger Sand zu bewegen ist als im Zentrum, wandern die Hügelränder schneller als der Gipfel des Dünenhügels, so daß die Düne die Form einer Sichel bekommt, deren Konvexseite der Luvseite entspricht.

In jedem Stadium der Dünenentwicklung können Pionierpflanzen auf dem Sande Fuß fassen und die weitere Entwicklung hemmen oder ganz unterbinden. Bei der Untersuchung tropischer Dünen (Lasser und Vareschi 1957, Ramia 1958) stellte sich heraus, daß ihre Entstehung, ihre Bodenverhältnisse und ihre Verfestigung durch Pflanzen nicht anders erfolgt, als in höheren Breiten. Natürlich ist der Artenspiegel der beteiligten Pflanzen je nach der geographischen Region immer wieder anders. Statt der Pioniergräser der höheren Breiten (*Ammophila arenaria, Elyna arenarius)* und ihrer Begleiter (*Helichrysum-*, *Corynephorus-*, *Koeleria-*, *Anthyllis-* und *Galium-*Arten) sind es etwa in den Dünen des Staates Lara in Venezuela die Gräser *Leptotrichum rigidum* und mehrere *Sporobulus-* und *Aristida-*Arten, die als erste Pioniere auftreten und den Boden für die Besiedlung durch dauerhaftere Sträucher (*Prosopis juliflora, Erythroxylon cumanense*) und Bäume (*Guayacum officinale, Cassia* spec.) vorbereiten. Ökologisch folgt das Geschehen bei der Verfestigung der Wanderdünen in aller Welt den gleichen Gesetzmäßigkeiten, so daß eine spezielle Darstellung für tropische Lagen sich erübrigt.

Weniger bekannt ist das Phänomen der „fossilen Dünen“.

Fossile Dünen sind seit Jahrhunderten, ja in einigen Fällen seit Jahrtausenden stabil gebliebene Hügel, die durch die äolische Herkunft ihrer bis zur Basis gleich-

förmigen Feinsande und – im Luftbild – meist auch noch durch die erhalten gebliebene Sichelform, als echte Dünen ausgewiesen sind. Sie wurden vor Zeiten durch Pflanzen fixiert und dabei auch vor Erosion geschützt. Ich lernte die berühmten mehrere hundert Meter hohen fossilen Dünen von Tottori (Westjapan) unter der Führung des Botanikers Yoshjatsu Ikoma 1965 kennen und war überrascht, solche Dünen – obgleich weniger hoch und wahrscheinlich auch weniger alt – auch in Venezuela zu entdecken.

Tab. 19. Vergleich einiger Daten der venezolanischen Savannen der Guayana mit den in ihrem Bereich auftretenden fossilen Dünen

	Brandsavannen	Fossile Dünen
Böden:	Grob- bis feinsandig, mehr oder weniger lateritisiert	feinsandiger, fast reiner Quarzboden
Vegetationstypen:	Brandsavanne Termitensavanne Palmsümpfe (=Morichales)	*Clusietum* (Gebüsch) *Lagenocarpetum* (Sabana) *Panicetum* (Sabana) *Cladonieta* (Flechtenflur)
Artenzahlen: (Mittelwerte)	25	17
Zahl der Blattkategorien:	11	9
Diversitätskennzahl:	255	115

Bei der Verwitterung der Sandsteine des auf Seite 264 erwähnten Guayanaschildes entstand der nährstoffarme Sandboden der Gran Sabana. Dabei kam es – wahrscheinlich unter Mitwirkung strömenden Wassers – stellenweise zu einer Trennung von zur Lateritisierung geeigneten Mischböden und praktisch reinen Quarzsanden, die je nach der Korngröße entweder in und an den Flüssen selbst abgelagert, oder bei feinerem Korn vom Wind erfaßt und verfrachtet wurden. Die so entstandenen Dünen vergrößerten sich und wanderten dabei über Land genau wie die des Meeresstrandes. Unter Bedingungen, die sich wahrscheinlich von den heute herrschenden unterschieden haben, wurden sie stabilisiert und heben sich nun durch den Charakter ihrer Vegetationsdecke deutlich von der Umgebung ab. In der Gran Sabana finden sich an vielen Stellen solche fossilen Dünen. Sie sind in einem Gebiet landweiter Brandsavannen, deren Charakter in Tab. 19 angedeutet ist, schon vom Flugzeug aus leicht zu unterscheiden. Die Vegetation dieser Dünen zeigt ihrer Diversitätskennzahl nach, daß ihr Rang noch weit unter dem der an sich schon pessimumnahen Brandsavannen liegt, eine Beobachtung, die sich bei dem Vergleich der fossilen Dünen Japans mit der Umgebung ebenfalls zeigt. Eine ausführliche Mitteilung über die fossilen Dünen Venezuelas ist in Vorbereitung.

2.5.4 Binnengewässer

Binnengewässer – also Seen und Flußflächen – unterbrechen zu etwa 2% die feste Landfläche der Erde: Ein geringer Anteil, dessen Bedeutung weniger in seinem Areal, als vielmehr in seiner ökologischen Ausstrahlung auf die Umgebung liegt! Nun erregen gerade Wasserpflanzen ganz besonders die Aufmerksamkeit des Biologen: Da die Vorfahren aller Blütenpflanzen aus dem Wasser kommen, diese



Abb. 156. Ufervegetation der Deltaarme des Orinoco: Die Aracee *Montrichardia arborescens*, die Krautliane *Ipomoea* spec. und die für die Gezeitenzone des Deltas so bezeichnende *Manicaria atricha*-Palme. Im Hintergrund der geschlossene Überschwemmungswald mit zwei Euterpepalmen.

selbst jedoch auf dem Festland entstanden sind, sind die höheren Wasserpflanzen alle Rückwanderer, die sich durch erstaunliche Anpassung an das Leben im und am Wasser auszeichnen.

Fast alle echten Unterwassergattungen sind weltweit verbreitet: *Elodea-*, *Potamogeton-*, *Ceratophyllum-* und *Myriophyllum*-Arten besiedeln die Wassertiefe der gemäßigten so gut wie der tropischen Breiten, freilich auch in den klarsten Seen nicht tiefer als bis etwa 10 m. Darunter ist der hydrostatische Druck so hoch, daß nur mehr Algen und Wassermoose fortkommen können (GESSNER 1969).

Auch einige amphibische Wasserpflanzen, die durch Luftblätter und von ihnen verschiedene Wasserblätter die Binnengewässer charakterisieren, sind weltweit verbreitet, gewinnen aber im Tropengürtel Ausmaße, die weit über die in höheren Breiten üblichen hinausgehen: *Salvinia-* und *Azolla*-Arten können tropische Seen in wenigen Wochen buchstäblich derart abdecken, daß die *Nymphaea-*, *Lotos-* und *Victoria*-Arten, die im Gewässerboden wurzeln, und Schwimmpflanzen, wie *Eichhornia-*, *Hydrochleis-* und *Pistia*-Arten oft kaum mehr gegen den Massenwuchs dieser kleinen Schwimmpflanzen aufkommen. Auch Altwasser und „Caños“ großer Ströme, ja bei geringem Gefälle diese selbst können derart von Wasservegetation überwuchert werden, daß die Schiffahrt behindert wird. Vom Ufer her kom-



Abb. 157. Die Podostemacee *Rhynocholacis macrocarpa* s.l. in Wasserfällen des Rio Carrao (Venezolanische Guayana): Vorwiegend vegetative Sprosse, bis 80 cm lang.



Abb. 158. Dieselbe Art wie Abb 157: Fruchtstände, die sich an der Felskante des Wasserfalles bilden.

men hier noch Schwimmgräser, wie *Paspalum repens* dazu, deren luftgefüllte Blattscheiden sich jedem Wasserstand wie Schwimmdocks anpassen und die Verlandung fördern. Am oberen Orinoco besiedelt die „Süßwassermangrove" – *Alchornea castaneifolia* und am unteren *Montrichardia arborescens* (Abb. 114/4) die Flußränder und das Schwemmland. Neuerdings wurde in der venezolanischen Guayana eine unter Wasser lebende Aracee (*Jasasum steyermarkii*/Bogner 1977) entdeckt.

Rasch fließende Bäche der gemäßigten Breiten enthalten nur wenige oder keine Blütenpflanzen. Dagegen gedeihen in den Tropen gerade in den Plätzen mit stürmischer Strömung – besonders in Wasserfällen – viele Arten der eigenartigen Familie der Podostomaceen (Abb. 157). Das Wasser solcher Stellen enthält nur so geringe Mengen von Kohlendioxid, daß eine Assimilation des Kohlenstoffs unter Wasser nicht möglich ist. Nur dadurch, daß im Gischt der Fälle das CO_2 der Luft dem Wasser beigemischt wird, ist Assimilation möglich: Es ist paradox, aber doch Tatsache: Die extremsten Wasserpflanzen, die Podostomaceen, sind zwar durch Haftscheiben und winzige Samen an das Leben im Wasser vortrefflich angepaßt, brauchen aber zur Assimilation die freie Luft! Der Vorteil ihres gewagten Standortes ist der, daß sie dort keinerlei Wettbewerb mit andern Wasserpflanzen zu bestehen haben. Da meist 1–3 Arten zusammen vorkommen und nur 1–3 Blattkategorien auftreten, bleibt die Diversitätskennzahl dieser hochspezialisierten Wasserfallvegetation unter 10.

Typisch für alle Vegetationsformen der Binnenwasser ist die bei geringer Artenzahl enorm hohe Anzahl der Individuen. Alle Blattgrößen – vom megaphyllen *Victoria regia*- bis zum leptophyllen *Wolffia*-Schwimmblatt – kommen vor, auch ist die Zahl der Blattformen relativ hoch. Trotzdem bleibt die Diversitätskennzahl wegen der niederen Artenzahlen meist weit unter 100. Obwohl Nährstoffe reichlich vorhanden sind und auch das Licht kaum begrenzender Faktor sein kann, bleibt das Wasser ein pessimumnaher Standort!

2.5.5 Asphaltseen als Pflanzenstandorte

Auch in den Tropen gibt es Stellen, die als Pflanzenstandorte völlig ungeeignet erscheinen. Daß solche Stellen unter Umständen trotz aller ungünstigen Umstände dennoch schließlich von den Pflanzen erobert werden können, zeigt das Beispiel der tropischen Asphaltseen.

Der bekannte Pich Lake in Trinidad wurde schon anläßlich der dritten Reise des Kolumbus 1497 entdeckt. Auch aus den asiatischen Tropen sind Asphaltseen und offene Asphaltlager bekannt geworden. Der größte Asphaltsee überhaupt bedeckt eine Fläche von 4,4 km², er liegt – schwer zugänglich – nördlich des Orinocodeltas auf venezolanischem Boden. Man kann sich kaum eine ungünstigere Faktorenkombination für die Besiedlung durch Pflanzen denken: Das Substrat besteht aus fast reinem Asphalt, der (nach Liddle 1946) aus 83% Kohlenstoff, 11% Wasserstoff und 6% Schwefel besteht. Von für die Pflanzen brauchbaren Nährstoffen wurde nur eine Spur Stickstoff (Lasser und Vareschi 1959) nachgewiesen. Die schwarze Masse erhitzt sich auf nahezu 70 °C und geht in den Mittagsstunden in zähflüssigen Zustand über, so daß nicht einmal Algen oder Flechtenanflüge vorkommen. Trotzdem finden sich auf dem Asphaltsee Hunderte von kleinen Vegetationsinseln mit sogar recht üppigem Pflanzenwuchs!



Abb. 159. Pionierarten auf nacktem Asphalt, die, von einem Termitennest ausgehend, eine Vegetationsinsel bilden: Die Guttifere *Clusia columnaris* durchwächst das Termitennest, *Rhynchospora cyperoides* besiedelt den anfallenden Detritus.

Die Entstehung dieser Vegetationsflecken auf dem lebensfeindlichen Substrat geht auf das Werk von Termiten zurück. Sie bauen – vom umgebenden Wald ausgehend – verdeckte Gänge über die Asphaltfläche, die untertags, wenn der Asphalt heiß und klebrig ist, völlig leer bleiben, um so emsiger aber während der Nacht durchwandert werden. Am blinden Ende dieser Gänge werden zukkerhutförmige Bauten aus organischen Substanzen, die dem Wald entstammen, angelegt. Wo etwas von diesem Bau verwittert und sich an seinem Fuße absetzt, siedeln sich zunächst eine Flechte (*Cladonia furfuracea*), bald auch zwei Moose (*Campylopus arctocarpus* und *Sphagnum acutifolium*) an. Diese Pioniere reichern im Laufe der Zeit ihr eigenes Substrat etwas an und vermehren es durch Staubanflug. Jetzt können auch schon die ersten Angiospermen überleben: *Cyperus polystachius, Andropogon bicornis, Panicum parvifolium, Funastrum cumanense* und *Rhynanthera acuminata* sowie die Orchidee *Epidendrum ibaguense* bilden den nächsten Schritt der Besiedlung. Schließlich finden sich – ähnlich wie auf den nährstoffarmen Böden der fossilen Dünen – *Clusia*-Arten ein und bilden eine Strauchschicht. Zuletzt



Abb. 160. Bisekt der entscheidenden Entwicklungsphase einer Vegetationsinsel auf dem Asphaltsee von Guanoco (Venezuela). Weiße Punkte: Termitenbau; schwarze Punkte: Rohboden; senkrecht gestrichelt: Moos- und Flechtenring; schwarz: Asphalt, + steril., Angiospermen: *Rhynchospora cyperoides, Clusia columnaris* und *Anthurium rugosum.*

erscheint eine Pflanzengesellschaft von bis zu 21 Arten, deren Blätter 8 verschiedenen Kategorien angehören, so daß inmitten einer öden Fläche, die man nur mit der Diversitätskennzahl „0" charakterisieren kann, Vegetationsinseln mit der Kennzahl 168 erscheinen. Eines der ersten Stadien dieses Sukzessionsvorganges ist in dem Bisekt Abb. 160 dargestellt.

2.5.6 Solfatarengebiete als Pflanzenstandorte

Schon Schimper (1890) fiel es auf, daß in den Tropen für Solfataren und heiße Quellen nicht wie in höheren Breiten nur Blaualgen, sondern auch – wenigstens in nächster Umgebung – eine Anzahl Angiospermen charakteristisch sein können. Seither haben sich Elenkin (1914), Faber (1913) und andere Tropenreisende immer wieder mit der Vegetation dieser pessimalen Standorte befaßt. Bei Temperaturen über 63° können freilich auch in den Tropen nur mehr niedere Algen vorkommen – auf den Sundainseln zum Beispiel *Synechococcus-*, *Synocystis-* und *Phormidium*-Arten (Vouk 1923).

Sinkt die Temperatur unter den genannten Grenzwert, so ist nicht mehr die Hitze, sondern der extreme Chemismus des Substrates ausschlaggebend. Besonders ist es der Gehalt an Schwefel und Aluminium, der sich als lebensfeindlich herausstellt. Um so aufschlußreicher ist dann aber die Liste der Arten, die sich solch extremen Bedingungen anpassen konnten.

In den Solfataren Javas sind es vor allem Ericaceen (*Vaccinium varingiifolium, Rhododendron retusum* und *malayanum, Ficus-*, *Rapanea-* und *Sympiocus*-Arten, die

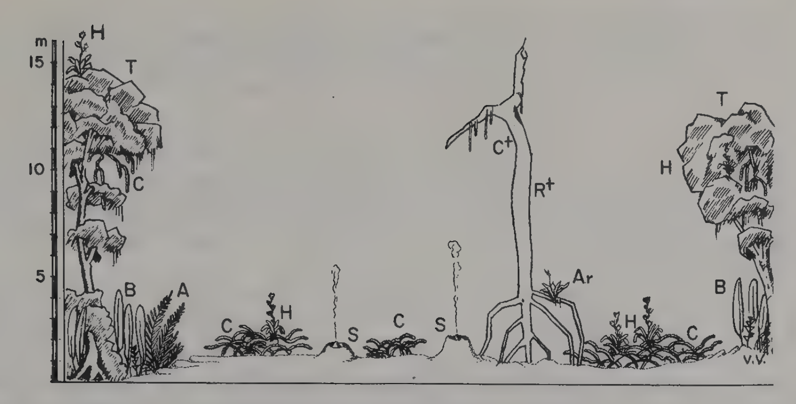


Abb. 161. Bisekt durch ein Solfatarenfeld (Purgatorio bei Irapa, Ost-Venezuela). A. *Acrostichum aureum*, B. *Heliconia bihai*, C. *Hylocereus venezuelensis*, C†. *Hylocereus*, abgestorben, H. *Hohenbergia stellara*, Ar. *Anthurium rugosum*, R†. *Rhizophora mangle*, abgestorben, T. Bäume des umgebenden Passatwaldes.

sich an solchen Stellen halten können. Diese Arten kommen zum Teil im umgebenden Wald, zum Teil in höheren Lagen vor. In jedem Falle ist ein schroffer Standortwechsel zu verzeichnen. Auch in Venezuela sind Solfataren – besonders in den Ölgebieten – häufig, und auch hier sind die typischen Bewohner durch einen abrupten Standortwechsel zu Solfatarenpflanzen geworden. Auffallend ist, daß in Venezuela keine Pflanzen aus höheren Lagen die Solfataren besiedeln, sondern nur Pflanzen der umgebenden Wälder, allerdings vor allem Epiphyten dieser Wälder – niemals Bodenpflanzen. Abb. 161 zeigt den Bisekt eines Solfatarenfeldes (Purgatorio bei Irapa im Staate Monagas). Es entstand ein baumloser Raum innerhalb des Passatwaldes und in der Nähe des Mangrovengürtels. Der Epiphyt *Hylocereus venezuelensis,* eine Hängekaktee der nahen Laubkronen, siedelte sich hier auf dem heißen Boden an, und die ebenfalls epiphytische Bromeliacee *Hohenbergia stellata* setzt sich auf den *Hylocereus*-Sprossen nahe dem Boden fest. Den Rand des Solfatarenfeldes säumen Heliconien und etwas kümmerliche Exemplare des Salzfarns *Acrostichum aureum.*

Außer den Solfataren gibt es im Bereich der Küstenkordillere von Venezuela noch Orte mit warmen Quellen und in den Anden mit Sodaseen. Auch wenn solche Standorte völlig isoliert erscheinen und Hunderte von Kilometern vom nächsten ähnlichen Standort entfernt sind, finden sich mit erstaunlicher Regelmäßigkeit *Acrostichum aureum* und *Eleocharis caribaea* ein. Selbst wenn das Flächenausmaß nur ganz gering ist, „finden" die Thermo- und Halophyten solche Plätze, um sich dort anzusiedeln. Da ein einziger Wedel von *Acrostichum* Hunderttausende von Sporen in seinen Zönosori erzeugt, ist die Besiedlung so isolierter Spezialstandorte immerhin verständlich. *Eleocharis* dagegen hat nur wenige und viel schwerere Vermehrungskörper, ist aber auch in salzfreien Sümpfen überall verbreitet, so daß diese Cyperacee die Solfataren und Thermen über derartige „Brükkenstandorte" erreichen kann.

In höheren Breiten besiedeln Salzpflanzen des Meeresstrandes in kurzer Zeit Binnenlandstandorte, wenn dort durch Salzstreuen die Straßen eisfrei gehalten werden. So siedelten

sich in Newcastle (England) in 13 km Entfernung vom Strand 8 Arten von Halophyten an. Es ist also nicht erstaunlich, daß auch in den Tropen die verborgensten Binnensalzstellen natürlicher Art in viel längeren Zeiträumen von den Halophyten „entdeckt“ werden (Vogt 1977).

Vor kurzem wurde eine heiße Quelle im Urwald des oberen Orinoco bei der Mission Platanal entdeckt – hier war die Vegetation allerdings nicht mehr durch Angiospermen, sondern nur durch Blaualgen von der Umgebung verschieden. Die Verbreitung der typischen Thermalpflanzen ist also in großen Waldgebieten zuletzt doch begrenzt!

2.5.7 Vegetation des Schnees

Während in mittleren und hohen Breiten alte Schneefelder oberflächlich manchmal von Algen in so dichter Population besiedelt werden, daß der Schnee gefärbt erscheint, sind solche „Kryoplankton-Vorkommen“ in tropischen Gebirgen nicht aufzufinden. Dieses Kryoplankton der höheren Breiten lebt vom Staubanflug. Ist dieser silikatisch, so kommt es zu einer weithin sichtbaren Rotfärbung des Schnees, während kalkhaltiger Staub Algen begünstigt, die den Schnee grün färben. Beide Algengruppen sind speziell an ihren Standort angepaßt und nicht etwa nur zufällige Anflüge. Sie ertragen die niederen Temperaturen und die intensive UV-Strahlung ihres Lebensortes, der meist zwischen 3000 und 4000 m hoch liegt. Dabei ist ihr Lebensoptimum und ihr Lebensmaximum der Temperatur nah beisammen: Es liegt zwischen 0 und 4 °C. Darüber und darunter hört ihr Metabolismus auf, und wenige Grad über 5 °C bedeutet bereits letale Wirkung. Da in den Tropen die Schneefelder von Dauer erst oberhalb 4800 m beginnen und dort die täglichen Temperatursprünge viel höher sind als etwa in den Alpen, da außerdem auch die UV-Strahlung noch stärker einfällt, ist es verständlich, daß hier der Standort „Schnee“ schwerer zu besiedeln ist als in extratropischen Verhältnissen.

3 Die Diversität: Übersicht und Vergleich

Die unerschöpfliche Mannigfaltigkeit der tropischen Optimalvegetation stellt sich der Anschauung; aber sie ergibt sich nur unter größten Schwierigkeiten der Forschung. Und doch ist diese Mannigfaltigkeit zugleich der Ansatz, von dem aus wir die Probleme der Tropenvegetation sehen und bewältigen müssen!

Durch Wachstum und Vermehrung verfügt jede Pflanze über ein bestimmtes Durchsetzungsvermögen. Sie nützt und behauptet ihren Standort, kollidiert mit ihresgleichen und zeigt, wenn sie kümmerlich bleibt, daß der Biotop gerade noch ausreicht, oder – wenn sie üppig gedeiht und andere Pflanzen bedrängt – daß der Biotop ihren Lebensbedürfnissen entgegenkommt. Wo ein Lebensort für viele verschiedene Pflanzenarten gleichzeitig wohnlich bleibt, bezeichnet man ihn als optimal.

Der lokal mögliche Optimumstandort hat für jede geographische Breite seinen ökologisch begrenzten Stellenwert: Den Rahmen, in den sich die widersprechenden Tendenzen des Lebens zu fügen haben! Eng und dürftig sind die Möglichkeiten mit der Annäherung an die Arktis, weit und reich in Äquatornähe. Jedoch entfaltet sich in jeder geographischen Breite das lokale Optimum nur selten; was einem überall begegnet ist die *ganze* Skala, angefangen vom lokalen Pessimum bis zum lokal möglichen Optimum. Es braucht ja nur einer der vielen Standortfaktoren vom optimalen Wert abzuweichen: Schon werden viele Arten ausgeschaltet – schon laufen bisher gut gedeihende Adiaphora ein lebensgefährliches Risiko – schon kann eine neue oder bisher unterdrückte Art die Stelle der ausgeschalteten Arten einnehmen und zur Vorherrschaft gelangen. Das einseitig gewordene Milieu provoziert die einseitige Vegetationsform.

Wo die Standortfaktoren optimal sind und während langer Zeit so bleiben, erhalten *viele* Arten freies Spiel ihres Vermehrungspotentials, so daß die Mannigfaltigkeit groß ist und groß bleibt. Es gibt ja am selben Standort eine Vielfalt von Anpassungsweisen, eine Vielfalt von Funktionsweisen und, last not least, eine Vielfalt von spielerischer, nicht unmittelbar zweckgebundener Entfaltung. Die Diversität der Arten und Strukturen ist dabei mit dem Angebot der Standortfaktoren derart in Einklang, daß der ganze Bestand in einem stabilisierten Gleichgewicht verharrt und gegen Schädlinge und Eindringlinge aus anderen Vegetationsgemeinschaften gut gepuffert ist.

Der ökologische Unterschied je nach den verschiedenen geographischen Breitengraden ist bekannt. Graduell abzuschätzen ist er aber erst, wenn man eine größere Reihe von Pflanzengesellschaften der einen mit einer ebensolchen Reihe einer anderen Zone auf Grund ihrer verschiedenen Diversität vergleicht.

Einen solchen Vergleich – als Beispiel für viele mögliche Vergleiche – sollen die Tabellen 20 und 21 zeigen. 41 rein tropische Pflanzengesellschaften, die aus Gebieten zwischen 0 und 10 ° nördlicher Breite stammen, wurden in Tab. 20 zusam-

Tab. 20. Übersicht tropischer Pflanzengesellschaften (0–10 ° nördl. Br.), angeordnet nach steigenden Diversitätskennzahlen. (Wo nicht ausdrücklich anders angegeben, stammen die Beispiele aus Venezuela)

	Artenzahl	Diversitätskennzahl
Küstengebiet, Äußerer Mangrovengürtel, *Rhizophoretum purum*	1	1
Küstengebiet, Halophytenrasen, *Sporobuletum purum*	1	1
Küstengebiet, Halophytenflur, *Sporobuletum leptothriosum*	3	6
Guayana, Canaima, Wasserfallflur, *Podostematetum*	3	9
Flachküsten; Mangrovenwald; *Rhizophoretum avicenniosum*	5	15
Anden, 4640 m; *Espeletietum muscosum* auf Fließerden	8	40
Anden, 3700 m; *Espeletietum epilobiosum*, Quellflur	8	72
Unterer Orinoco, 30 m; *Eichornietum pistiosum*	11	88
Anden 4150 m. Reiner Polylepiswald, *Polylepidetum purum*	15	90
Malacca, gepflanzter und genutzter *Hevea brasiliensis*-Wald, 120 m	20	100
Guayana, 400 m; Fossile Dünen mit *Clusietum*-Buschwald	15	115
Borneo, Sandakan, Vegetationsmosaik des Mangrovengürtels	23	138
Asphaltsee; Pionierphase, *Clusietum anthuriosum*, 20 m	21	168
Anden, 4600 m; *Espeletietum agrostidosum*	16	176
Kukenántepui, 2700 m; *Stegolepidetum*	49	180
Ufer des Atabapo, 110 m; Schwarzwasserwald, *Malletietum*	21	189
Timotes-Tal, Anden, 3200 m; *Espeletietum acaenosum*	22	220
Páramo Mucuchies, 4000 m; *Espeletietum arcytophyllosum* (Geröll)	24	240
Caño Monomi, 95 m; Schwarzwasserwaldsumpf, *Leopoldinietum*	30	240
Küstengebiet, Artenreicher Mangrovenwald von Guanoco, *Rhizophoretum mixtum*	31	248
Anden, Páramo Batallon, 3500 m; Hochsteppen *Espeletietum cortaderiosum*	24	264
Mittelland, Carora, 800 m; Kakteenwald, *Cereetum caesiae*	34	272
Mittelland, Carora, Dornwald; *Mimosetum arenosum*	35	350

Tab. 20. Fortsetzung

	Artenzahl	Diversitäts-kennzahl
Anden, Chirivital, 3400 m; *Escallonietum diplostephiosum,* Niederwald	50	450
Mittelland, Carora, 750 m; *Cassietum opuntiosum,* Galeriewald	45	490
Küstenkordillere, 1300 m; *Axonopetum pulchrae,* Hangsavanne	43	516
Anden, 3700 m; *Espeletietum hypericosum,* Optimale Páramovegetation	54	648
Quiriquire, Trockener Passatwald, *Luehetum candidae*	62	682
Rio Caura, Galeriewald im Feuchten-Passatwald-Gebiet, 280 m	90	814
Rio Caura, 300 m; Feuchter Passatwald mit Lecythidiaceen	80	960
Costa Rica, Regenwald (nach Tosaico)	100	1100
Ceylon, Polonaruwa, 900 m; Trockenkahler Wald	91	1183
Ceylon, Kattawa Kombala 200 m; Regenwald, Forest Reserve	153	1377
Borneo, Mt. Silam, 120 m; Extremer Regenwald *(Dipterocarpaceae)*	147	1470
El Sombrero, 120 m; Trockenkahler Wald *(Papilionaceae)*	128	1536
El Dorado, 250 m; Saison-Regenwald	99	1584
La Carbonera, Berg-Nebelwald, 2300 m; *Podocarpetum rospigliosii*	202	3434
Malaya; Kameron Highlands, 900 m; Asiatischer Wolkenwald	590	18000
Rancho Grande, 1000 m; Amerik. Wolkenwald	903	20769

mengestellt. Die meisten angeführten Pflanzengesellschaften wurden im Vorhergehenden bereits eingehender behandelt. In Tab. 21 werden dann 21 Pflanzengesellschaften aus Patagonien (und dem Feuerland) zwischen 50 und 60 ° südlicher Breite nach ihren Artenzahlen und ihrem Diversitätsindex – allerdings ohne ausführliche Behandlung, die nicht zum Thema des Buches gehören würde – zusammengestellt.* Dabei ergibt sich:

- In beiden geographischen Zonen beginnt die Reihe der Vegetationstypen mit Einartgesellschaften und mit der Diversitätskennzahl „1“.
- Die Artenzahl im tropischen Bereich schwankt zwischen 1 und ungefähr 1000, im patagonischen zwischen 1 und 40.
- Durch Einbeziehung der Blattkategorien ergeben sich für die Tropen Diversitätskennzahlen zwischen 1 und ungefähr 20.000.

* Dr. W. Schad danke ich für seine Mitarbeit.

- Die entsprechenden Diversitätskennzahlen aus Patagonien schwanken dagegen zwischen 1 und 360.
- Die mittlere Diversitätskennzahl, die sich aus den Tabellen ergibt, erreicht in den Tropen 1533, in Patagonien 122.
- Die Varianz (Streuung) der Diversitätswerte beträgt für die Tropen 550, für Patagonien 91.

Daß bei einem solchen Vergleich divergente Ergebnisse resultieren, war vorauszusetzen. Was jedoch nicht sogleich augenfällig wird, ist der *Grad der Unterschiede, den hier die Vegetationsstatistik aufdeckt.* Dieser Grad ist ein ökologischer Schlüsselwert, der es möglich macht, die Vegetationsgebiete der Erde wertend zu gliedern. Wertend im Sinne eines Einblickes in die Organisationshöhe der Ökosysteme; wertend aber auch im Sinne gewisser Zusammenhänge zwischen Urvegetation und Wirtschaftsvegetation.

Tab. 21. Übersicht extratropischer Pflanzengesellschaften und ihrer Einstufung nach dem Grade ihrer Diversität: Die Beispiele stammen aus Feuerland und Patagonien (50–55 ° s. Br.)

Rio Gallego, 20 m; Halophytenflur; *Cruciferae* gen.	1	1
Rio Gallegos, 20 m; Halophytenflur; *Plantago* spec. + 2 *Gramineae*	3	6
Ushuaia, Vorland des Martial-Gletschers, 450 m; *Empetretum rubri*	6	24
Bariloche, Catedral, 1500 m; *Nothofagetum pumili*	6	30
Pilcaniyeu, *Nassavia*-Steppe, 1200 m	10	50
Rio Gallego, Kompositensteppe, 20 m	9	54
Pilcaniyeu, Schafweide mit Brandspuren, 1200 m	11	55
Bariloche, Wald beim Lago Moreno, *Nothofagetum dombeyanii*	17	102
Ushuaia, Vorland des Martialgletschers, 400 m, *Nothofagetum antarctici*	15	105
Tal des Glaciar Manso, Tronador, 950 m; *Nothofagetum dombeyanii*	16	112
Rio Gallego, *Azorella*-Steppe, 20 m	17	119
Halbinsel San Pedro, Nahual Huapi, 720 m; *Acaenetum,* Ruderalflur	18	120
Ushuaia, 20 m, Stadtrand, Wiese mit Adventivpfl.	18	120
Tal des Glaciar Manso, 900 m; Auenwald von *Nothofagus antarctica*	20	120
Wald der Waldgrenze am Martial, 360 m, *Nothofagetum mixtum*	15	120
Catedral bei Bariloche, Schuttflur, *Oreopolus glacialis* etc.	17	153
Am Fuß des Tronador, 800 m, *Nothofagetum pumili*	16	160
Nahual-Huapi, Steppe, 700 m; *Mulinum-spinosum*-Steppe	32	192
Pilcaniyeu, Schafweide mit *Scyphanthus elegans* etc.	25	250
Laguna Los Cántaros, 900 m, Urwaldreservat, *Nothofagus dombeyanus*	25	300
Campanaria, 300 m ob Nahual-Huapi, *Austrocedretum lomatiosum*	40	360

4 Produktivität der tropischen Vegetation

Man pflegt als selbstverständlich zu erwarten, daß 1. die Produktionsleistung der optimalen Tropenvegetation besonders groß ist und daß 2. deshalb gerade in den Tropen besonders hohe und sichere Produktionsraten beim Anbau von Nutzpflanzen zu erwarten sind. Die erste Annahme ist richtig, die zweite dagegen fragwürdig, ja in den meisten praktisch erprobten Fällen falsch.

Als Produktionsleistung eines Vegetationsbestandes bezeichnet man die Menge organischer Trockensubstanz (in Tonnen), pro Flächeneinheit (in ha) und Zeit (Jahr).

Die Gesamtmenge des gebundenen organischen Stoffes ist die Bruttoproduktion. Nach Abzug der bei der Atmung und beim sonstigen Abbau auftretenden Substanzverluste bleibt die Nettoproduktion übrig. Je höher die Nettoassimilationsrate der beteiligten Pflanzen ist, je ausgedehnter die assimilierenden Blattflächen sind, je vollständiger die Einstrahlung zur Assimilation verwertet wird und je länger die Pflanzen eine positive Stoffwechselbilanz aufrechterhalten können, desto größer ist die Leistung eines Bestandes als Stoffproduzent.

Hochrechnungen von Lieth (1972) ergeben für den tropischen Regenwald rund 20 Tonnen Trockensubstanzgewinn pro ha und Jahr. Da aber der Regenwald – wie wir auf Seite 148 feststellten – durchaus nicht das ökologische Optimum der auf der Erde möglichen Vegetationstypen darstellt und Untersuchungen über die Leistung der Nebel- und Wolkenwälder noch ausstehen, sind wir über die maximal möglichen Leistungen der Pflanzendecke der Erde noch völlig im unklaren. Während nach Lieth (l.c.) der Mittelwert der Stoffproduktion der Landvegetation der Erde bei 6,7 t/ha/Jahr liegt, sind auf optimalen tropischen Biotypen m.E. Leistungen von über 50 t/ha/Jahr zu erwarten.

Wichtiger als die Bruttoproduktion der Pflanzendecke ist für die Land- und Forstwirtschaft die Nettoproduktion. Die Annahme, daß die Nettoproduktion immer einen positiven Wert erreichen muß, ist nicht richtig. Der tropische Urwald zum Beispiel erhält als Ganzes sein Stoffgleichgewicht konstant, solange er von Eingriffen des Menschen verschont bleibt. Seine Nettoassimilationsrate ist (Stokker 1969) gleich Null! Dabei gilt diese ausgeglichene Stoffbilanz nur für den Urwald als Ganzes! Nach der Mosaiktheorie von Abréville (l.c.), die m.E. richtig ist, besteht der Urwald (wie schon auf Seite 112 erwähnt) aus fleckenweise verschiedenen Teilen: Waldteile mit Aufbautendenz und positiver Nettoproduktion alternieren mit anderen, in denen der Abbau dominiert und mit Flecken, in denen sich der Urwald in seiner Optimalphase befindet. In dieser Optimalphase aber ist die Nettoproduktion – genau wie im Urwald als Ganzes – gleich Null.

Dieselben Umweltfaktoren, die in den Tropen die höchsten Produktionsraten erwarten lassen, sind die Ursache dafür, daß gerade die Optimalvegetation eine katastrophale Empfindlichkeit gegen Eingriffe des Menschen zeigt. Die konstante

Wärme und Feuchtigkeit beschleunigt die Bodenverwitterung, so daß die dem Detritus entstammenden Ionen nicht für die Pflanzen festgehalten werden, sondern ins Grundwasser abwandern. Zu diesen Nährstoffverlusten kommt z.B. bei der Schlägerung die verheerende Wirkung der Einstrahlung während der Trockenzeiten. Der tropische Optimalwald ist „ein Riese auf tönernen Füßen". Zwar so lange er ungestört bleibt, werden die Abbaustoffe des Fallaubes von dem dichten Wurzelnetz abgefangen und sofort wieder in Ionenform an die Pflanzendecke zurückgegeben (s. Seite 86). Das organische „Stoffkapital" ist also dauernd in dem kurzgeschlossenen Kreislauf zwischen Pflanzenmasse und oberster Bodendecke „investiert". Wird aber so ein Wald durch Brand oder andere Wirtschaftsmaßnahmen gestört, kommt es rasch zum völligen Zusammenbruch der Biosphäre. Und fast immer sind solche Zusammenbrüche irreversibel. Der Schritt vom typischen Optimalwald zur Savanne, von der Savanne zur Halbwüste ist leicht eingeleitet und meist nicht umkehrbar. Im Grunde ist dieser Sachverhalt die Ursache, warum gerade in den Tropen mit ihren optimalen Möglichkeiten rund eine Milliarde Menschen am Rande ihres Existenzminimums dahinvegetiert (BRÜNIG 1974). Andererseits kann z.B. Zuckerrohr bei ausgewogener Bewirtschaftung eine Stoffproduktion von 60 Tonnen pro ha und Jahr erreichen, also sogar mehr als die Produktion, die wir vorläufig für die natürlichen Optimalgesellschaften annehmen!

Was für die Diversität der tropischen Vegetation gilt, gilt auch mutatis mutandis für die Leistungen der tropischen Land- und Forstwirtschaft: Die maximalen Möglichkeiten sind die höchsten der Erde, das Risiko der minimalen daneben aber immer in bedrohlicher Nähe! Wirtschaftlicher Zugriff kann in den Tropen zu großen Erfolgen führen, er kann aber auch wegen der dort auftretenden labilen Gleichgewichte zu lawinenartig anwachsenden Mißerfolgen führen, katastrophaleren Mißerfolgen als irgendwo sonst auf der Erde!

Es ist die Aufgabe der Wissenschaft „Angewandte Botanik", die hohen Produktionsraten der Naturvegetation derart abzufangen und umzulenken, daß sie der Weltwirtschaft zugute kommen. Aussicht auf Erfolg wird dabei nur dann bestehen, wenn durch die Grundlagenforschung die natürlichen Ökosysteme weltweit erfaßt werden: Erfaßt im deskriptiv-physiognomischen und im kausalanalytisch-physiologischen Sinne. Vom Erfolg der Zusammenarbeit dieser drei Wissenschaftssparten hängt die Lebensqualität, ja die Lebensmöglichkeit der künftigen Menschheit ab.

Literaturverzeichnis

Das Verzeichnis enthält die zitierten oder sonst benutzten Veröffentlichungen.

Alverdes, F.: Die Ganzheitsbetrachtung in der Biologie. Marburg 1967.
Aristeguieta, L.: El bosque caducifolio seco de los Llanos Altos Centrales. Bol. Soc. Cie. Nat. **27**, Caracas 1968.
– Plantas indicadoras de incendios anuales. Bol. Soc. Cie. Nat. **94**, Caracas 1959.
Aristeguieta, L., y Medina, E.: Protección y quema de la Sabana Llanera. Bol. Soc. Cie. Nat. **109**, Caracas 1965.
Asama, K.: Evolution of Shansi Flora and origin of simple leaf. Sci. Rep. of the Tohoku Univ. Sendai. **5**, Sendai 1962.
Aubréville, A.: La forêt équatoriale et les formations forestières tropicales africaines. Scia. **63**, Bologna 1938.
– La forêt coloniale; Les forêts de l'Afrique occidentale francaise. Ann. Acad. Sci. Colon. Paris 1938.
Bates, H. W.: The naturalist on the River Amazonas. London 1863.
Beard, J. S.: The savanna vegetation of northern tropical America. Ecol. Monogr. **23**, 1953.
Beebe, W., and Crane, J.: Ecología de Rancho Grande, una selva nublada subtropical en el Norte de Venezuela. Bol. Soc. Cie. Nat. **73**, Caracas 1948.
Bennet, H. H.: Elements of soil conservation. N. Y., McGraw Hill 1957.
Bergoldt, E.: Die Expedition Alexanders des Großen . . . München 1937.
Bissing, F., und Vareschi, V.: Der Fußboden aus dem Palaste des Königs Amenophis IV zu Hawata. München 1941.
Bogner, J.: Jasarum steyermarkii Bunting (Araceae). Aqua Planta 1977.
Braun-Blanquet, J.: Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien 1964.
Brockmann, J.: Vegetationskarte der Erde. Gotha 1935.
Brünig, E. F.: Ökosysteme in den Tropen. Umschau. **13**, 1974.
Bünning, E.: Der tropische Regenwald. Berlin 1956.
Burmann, J.: Rumphii herbarium amboiense. Amsterdam 1741 – 1755.
Cajander, A. K.: Über Waldtypen. Acta forst. Fenn. **35**, Helsinki 1909.
Chapman, V. J.: Mangrove Vegetation. Lehre. 1974.
Coster, C.: Wortelstudien in de Tropen. Tectona **25–28**, 1932 – 1935.
Coutinho, L. M.: Untersuchungen über die Lage des Lichtkompensationspunktes mit besonderer Berücksichtigung des Saussureeffektes. Festschr. Walter. Stuttgart 1964.
Cuatrecasas, J.: Aspectos de la Vegetación de Colombia. Smithson. Inst. 1928.
Dengler, A.: Waldbau auf ökologischer Grundlage. Berlin 1935.
Diels, L.: Die Pflanzenwelt von West-Australien. Leipzig 1906.
Domke, W.: Grundzüge der Vegetation des tropischen Kontinental-Afrika. Willdenowia. Beih. **2**, 1966.
Du Rietz, G. E.: Synekologiska vegetationsbeskrifningens terminologi och metodik. Sv. Bot. Tidskr. 1917.
– Life forms of terrestrial flowering plants. Act. phytogeogr. **3**, 1931.
– Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. Hdb. biol. Arb. meth. **9**, 1932.
Duvigneaud:, P.: Les savannes du Bas-Congo. Lejeunia. **10**, Bruxelles 1949.
Elenkin, A. A.: Über die thermophile Algenformation. Bull. J. Bot. Petersburg 1914.
Ellenberg, H.: Können wir eine gemeinsame Plattform für verschiedene Schulen in der Waldtypenklassifikation finden? Silva Fenn. **105**, Helsinki 1960.
– Leistung und Haushalt von Land-Lebensgemeinschaften. IBP. Umschau. 1968.

ELLENBERG, H., and Müller-Dombois, K.: Tentative Key to a physiognomic classification of plant formations of the earth. Unesco 1967.
ENGLER, A.: Syllabus der Pflanzenfamilien. 12. Aufl. Berlin 1964.
EWEL J. J., y Madriz, A.: Zonas de Vida de Venezuela. Caracas 1968.
FABER, F. C.: Untersuchungen über die Physiologie der javanischen Solfatarenpflanzen. Flora. N. F. 1925.
FINCK, A.: Tropische Böden. Hamburg 1963.
FLOHN, H.: Ein Klimaprofil durch die Sierra de Mérida (Venezuela). Wetter und Leben **20**, 1968.
FOCKE, W. O.: Über epiphytische Gewächse. Abh. naturwiss. Ver. Bremen. **12**, 1893.
FOLDATS, E., y Rutkis, E.: Influencia mecanica del suelo sobre la fisionomía de algunas Sabanas del Llano Venezolano. Bol. Soc. Cie. Nat. **25**, 1965.
FONT-QUER, P.: Diccionario de Botanica. Barcelona 1953.
FOXWORTHY, F. W.: Commercial timber trees of the Malay Peninsula. Mal. For. Recds. **3**, 1927.
FRANZ, H.: Feldbodenkunde. Wien 1960.
GAMS, H. : Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vjschr. Naturf. Ges. Zürich **63**, Zürich 1918.
– Über neue Beiträge zur Vegetationssystematik, von BRAUN-BLANQUET. Bot. Arch. **42**, 1941.
GAUSSEN, H., und Mitarb.: Bioclimats du Sud-Est-Asiatique. Pondichery 1967.
GEISLER, G.: Bodenluft und Pflanzenwachstum. Stuttgart 1967.
GENTNER, G.: Über den Blauglanz auf Blättern und Früchten. Flora. **99**, 1909.
GESSNER, F.: Träufelspitzen. Hdb. Pflanzenphysiologie **3**, pg. 222. Berlin 1956.
– Intern. Rev. für Hydrobiologie **52**, 1967.
– Der Wasserhaushalt der Hydro- und Halophyten. Aus RUHLANDS Hdb. Pflanzenphysiologie. **3**, Berlin 1956.
– Der Sauerstoffhaushalt des Amazonas. Int. Rev. f. Hydrobiol. **46**, 1961.
– Die Vegetation der Erde. Zürich 1969.
GINES, HNO., y Yepez, T.: Aspectos de la Naturaleza de las Islas Las Aves. Venezuela. Mem. S. C. La Salle. **20**, Caracas 1960.
GINZBERGER, A.: Pflanzengeographisches Hilfsbuch. Wien 1939.
GLOVER, P. E., and Glover, M.: Termitaria and vegetation patterns . . . of Kenia. I. Ecol. **52**, 1964.
GOEBEL, K.: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. Jena 1920.
GOODLAND, R. J. A.: On Termitaria in Savanna Ecosystem. Montreal 1965. (Dort weitere Literaturangaben zu den Termitensavannen)
– A physiognomic analysis of the „Cerrado"-vegetation of Central Brasil. I. Ecol. **59**, 1971.
GOODLAND, R., and Rollard, R.: The Brasilian Cerrado Vegetation: A Fertility Gradient. I. Ecd. **61**, 1973.
HABERLANDT, G.: Eine botanische Tropenreise. Leipzig 1893.
HAGER, A.: Über den Einfluß klimatischer Faktoren auf den Blattfarbstoffgehalt höherer Pflanzen. Planta **49**, 1957.
HÄRTEL, O.: Physiologische Studien an Hymenophyllaceen. Protoplasma **34**, Berlin 1939.
HEDBERG, O.: Vegetation Belts of the East African montains. Sv. Bot. Tidskr. **45**, 1951.
– Afroalpine Vascular Plants. Symb. Bot. Upsal. **15**, Uppsala 1957.
HENRICI, M.: Physiological plant studies in South Africa. Pretoria 1927.
HEYLIGERS, P. C.: Vegetation and soil of a white-sand savanna in Surinam. Fedenfonds. Amsterdam 1963.
HOFFMEISTER, J.: Wörterbuch der philosophischen Begriffe. Hamburg 1955.
HOLDRIDGE, L.: Ecological Indicators . . . Turrialba. C. R. I. 1959.
HUBER, H.: Die Wälder in den Anden von Mérida und ihre Tagfalter; Pollichia-Mitt. **20**, 1973.
HUBER, O.: L'America meridionale e centrale: Flora e vegetatione. Encicl. Nat. **7**, Bologna 1974.
– Pflanzenökologische Untersuchungen im Gebirgsnebelwald von Rancho Grande (Venezolanische Küstenkordillere). Diss., Innsbruck 1976 (mit weiteren Lit.-Angaben)
– Le Savane Neotropicale . . . Roma 1974. (Bibliografia).
HUECK, K.: Karte der Vegetation der Erde. Gotha 1938.

– Verbreitung, Ökologie und wirtschaftliche Bedeutung der „Chaparrales" in Venezuela. Ber. Geobot. Inst. Rübel **32**, Zürich 1960.
– Waldgeographische Gliederung des brasilianischen Amazonasbeckens. Forstl. Centralbd. **75**, 1956.
HUMBOLDT, A. v.: Essai sur la Géographie de Plantes. Paris 1807.
– Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. Stuttgart 1860.
– Voyage aux régions équinoxiales du Nouveau Continent, fait en 1799 – 1804. Paris 1816 (Deutsche Ausgabe; gekürzt von H. HAUFF, Stuttgart 1862.)
IKOMA, I.: (über die fossilen Dünen von Tottori, Japan) Notizen aus dem in jap. Schrift publizierten Buch nach Angaben von IKOMA 1965.
ILJIN, W. S.: Nutricion mineral de las Plantas. Rev. Agr. Maracay. 1954.
JÄGER, F.: Gliederung und Benennung des tropischen Graslandgürtels. Verh. Naturf. Ges. Basel **56**, Basel 1945.
JENTSCH, F.: Der Urwald Kameruns. Beih. Tropenpfl. **12**, 1911.
JÜNGER, E.: Typus, Name, Gestalt. Stuttgart 1963.
JUNGERER, J. R.: Anpassungen der Pflanzen an das Klima der Gegenden der regnerischen Kamerun-Gebirge. Bot. Zentralbl. **67**, 1892.
JUNGHUHN, F.: Java, seine Gestalt, Pflanzendecke und innere Bauart. Leipzig 1857.
KELLOG, C. E.: Potentialities and problems of arid soils. Desert Res. Proc. int. Symp. 1953.
KERNER, A. v.: Pflanzenleben. Wien 1896.
KININMOUNTH, R.: Thermal Modification of the Troposphere due to Connective Interaction. Dept. of Atm. Sci. Colorado 1970.
KLINGE, H.: Über Epiphytenhumus aus El Salvador. Pedobiologia **2**, 1961.
– Bemerkungen zur Bodenkarte von El Salvador. Stuttgart 1961.
– Beiträge zur Kenntnis tropischer Böden. Z. Pflanzenernährung. Berlin 1959 u. 1962.
– Humus im Kronenraum tropischer Wälder. Umschau. **4**, 1966.
KNOLL, F.: Die Biologie der Blüte. Berlin 1956.
KNUCHEL, K.: Spektroskopische Untersuchungen im Walde. Mitt. Schweiz. Forstl. Versuchswesen. Zürich 1914.
KÖPPEN, W.: Grundriß der Klimakunde. Berlin 1931.
KRÜDENER, A. v.: Die Waldschlämmanalyse. Forstl. Wschr. Silva 1930.
KÜHNELT, W.: Grundriß der Ökologie. Jena 1970.
LABBOUE, L., Legris, P., Viart, M.: Bioclimats du Sous-Continent Indien. Pondichéry 1965.
LAMOTTE, M.: The Structure and Function of a Tropical Savanna Ecosystem. Aus GOLLEY, F. B., and MEDINA, E.: Trop. Ecol. Syst. Berlin 1975.
LAMPRECHT, H.: Estudios selviculturales en los bosques del Valle de la Mucuy. Mérida 1954.
– Los Manglares de America. Mérida 1959.
– La selva de El Caimital. Estado Barinas. Mérida 1969.
– Einige Strukturmerkmale natürlicher Tropenwaldtypen. Forstwiss. Centbl. **91**, 1972.
– y VEILLON, J. P.: Lá Carbonera. Mérida 1952.
LARCHER, W.: Ökologie der Pflanzen (UTB 232). Stuttgart 1973.
LASSER, T., y Vareschi, V.: La Vegetatión de los Médanos de Coro. Bol. Soc. Cie. Nat. Caracas 1957.
LASSER, T. y VARESCHI:, V.: La Vegetatión del Lago de Asfalto de Guanoco. Act. Biol. Ven. U. C. V. **32**, Caracas 1959.
LAUER, W.: Zusammenhänge zwischen Klima und Vegetation am Ostabfall der mexikanischen Meseta. Z. f. Erdkde. **27**, 1974.
– Vom Wesen der Tropen. Klimatologische Studien zum Inhalt und zur Abgrenzung eines irdischen Landschaftsgürtels. Akad. Wiss. u. Lit., Mainz 1975. (Als besonders wichtige Arbeit hier verzeichnet, obwohl sie für dieses Buch nicht mehr ausgewertet werden konnte)
LEBRUN, J.: Les essences forestieres du Congo belge. Inst. Nat. Et. agr. ser. sci. **1**, 1935.
– Sur une méthode de déliminatión des horizons et étages de vegetatión de montagnes du Congo. Bull. Jard. Bot. Bruxelles 30, 1960.
LEICK, E.: Untersuchungen über die Blütenwärme der Araceen. Greifswald 1910.
LIDDLE, R. A.: The geology of Venezuela y Trinidad. Pal. Research Inst. Idaho 1946.
LIETH, H.: Über die Primärproduktion der Pflanzendecke der Erde. Z. f. angew. Bot. **46**, 1972. (Zahlr. Arb. z. gl. Thema seither!)
LORENZ, K.: The fashionable fallacy of dispensing description. Naturwiss. **60**, 1973.
LÜDI, W.: Die Pflanzengesellschaften der Schinigeplatte bei Interlaken und die Beziehungen zur Umwelt. Bern 1948.

MÄGDEFRAU, K.: Vom Orinoco zu den Anden. Verh. Naturf. Ges. **105**, Zürich 1960.
MARRERO, L.: Venezuela y sus recursos. Caracas 1964.
MASSART, J.: Bull. Soc. Bot. Belg. **34**, 1905.
MEDINA, E.: Bodenatmung und Streuproduktion verschiedener tropischer Pflanzengesellschaften. Ber. Dt. Bot. Ges. **81**, Berlin 1968.
– Intercambio gaseoso de arboles de las Sabanas de Trachypogon en Venezuela. Bol. Soc. Cie. Nat. Caracas 1968.
– Sobre la influencia de la temperatura y de la luz en . . . los procesos de asimilación y respiración. Act. Cient. Ven. **12**, Caracas 1961.
MEDINA, E., y ZELWER, M.: Soil respiration in tropical plant communities. Trop. Ecol. Univ. Atheus. Georgia 1972.
MEIJER, W.: Plantsociological Analysis of Montane Rainforest. West Java. Act. Bot. Neerl. **8**, 1959.
– A botanical Guide to the Flora of Mount Kinabalu (Borneo). Sandakan 1964.
– The History and Prospects of Forest Botany in Sabah (Borneo). Sandakan 1964.
– Botanical News Bull. Forst Dep. Sandakan 1967.
MEIJER, W., and WOOD, G. H., S.: Dipterocarps of Sabah (North Borneo). Sandakan 1964.
MENNINGER, E.: Seaside Plants of the World. New York 1964.
MÉRIDA, T.: Comparación ecológica anatómica y morfológica de las hojas de Plantas de la Selva nublada – Rancho Grande – y de la zona árida de la costa Playa Grande. Trb. espec. U. C. V.. Caracas 1964.
– Anatomia y composición foliar de árboles de las sabanas de Trachypogon en Venezuela. Bol. Soc. Cie. Nat. **111**, Caracas 1967.
MILLARD, and HATCH, J.: Blütenwärme bei Araceen. 1957.
Ministerio de Agricultura y Cria y Ministerio del Ambiente de Caracas: Datos meteorologicos, usados para la construción de los Climadiagramos. 1960 – 1977.
MÖBIUS, K.: Die Auster und die Austernwirtschaft. Berlin 1877.
MOHR, E. C. J., and VAN BAREN, F. A. : Tropical soils. Den Haag 1954.
MOLISCH, H.: Als Naturforscher in Indien. Jena 1930.
– Botanische Versuche ohne Apparate. Jena 1931.
MONASTERRO, M., und Mitarb.: Analisis ecologico y fitosociologico de la Sabana en la Estación Biologica de los Llanos. Bol. Soc. Cie. Nat. **113**, Caracas 1968.
MONOD, J.: Zufall und Notwendigkeit. München 1972.
MORTENSEN, H.: Die Wüstenböden. Handb. Bodenlehre **3**, Berlin 1930.
MUNSEL, J.: Soil Color Charts. Baltimore 1975.
NAI MOHN: Types of Forests of Thailand. Roy. Forest Dep. Bangkok 1960
NAKANO, S.: Zitiert nach SCHIMPER-FABER I, pag. 126. 1935 (s. dort).
NORDHAGEN, R.: Die Vegetation und Flora des Sylenegebietes. Skr. Nat. Vid. Akad. Oslo 1927.
OBERWINKLER, F., VARESCHI, V.:Acerca de unos hongos inferiores de nuestros Páramos. Act. Bot. Ven. **9**, Caracas 1974.
ORTH, R.: Floristische und pflanzengeographische Beobachtungen auf einer Durchquerung des tropischen Afrika. Verh. Nat. – Med. Ver. **18**, Heidelberg 1940.
OSCHE, G.: Die vergleichende Biologie und die Beherrschung der Mannigfaltigkeit. Biol. in unserer Zeit. **5**, Weinheim 1975.
PALMGREN, A.: Die Artenzahl als Pflanzengeographischer Charakter. Helsingfors 1925.
PANNIER, F.: El Consumo de Oxigeno de Plantas . . . Acta cient. Ven. **8/9**, Caracas 1957 – 1958.
– El efecto de distintas concentraciones salinas sobre el Desarrollo de Rhizophora Mangle L. Acta Cie. Ven. **10**, Caracas 1959.
– Physiological responses of Podostemataceae in their natural habitat. Int. Rev. Hydrobiol.. **45**, 1960.
PENNINGTON y SARUKHAN: Arboles tropicales de Mexico. Common-wealth Forestry Inst. Mexico 1968.
PHELPS, W. H.: Versch. Arbeiten ornithologischer Natur mit ökologischen Beiträgen über die Tepuis von Venezuela, publiziert in Bol. Soc. Cie. Nat. 1940 – 1977.
PHELPS, W. H., y SCHÄFER, E.: Las aves del Parque Nacional (Rancho Grande) y sus funciones ecologicas. Bol. Soc. Cie. Nat. **16**, Caracas 1954.
PISEK, A.: Der Wasserhaushalt der Meso- und Hydrophyten. Hdb. Pflanzenphysiologie **3**, 1956.

PITTIER, H.: Suplemento a las plantas usuales de Venezuela. Caracas 1939.
PLUMIER, C.: Nova plantarum americanum genera. Paris 1703.
PUIG, H.: La Sabana de Huimaguillo. Tabasco, Mexico 1972.
RAMIA, M.: Los Médanos del Guarico occidental (Venezuela). Bol. Soc. Cie. Nat. **91**, Caracas 1958.
– Tipos de Sabanas de los Llanos de Venezuela. Bol. Soc. Cie. Nat. **112**, Caracas 1950.
– Las Sabanas de Apure. Minist. Agr. y Cria. Caracas 1959.
RAMENSKIJ, L. G.: Die Projektionsaufnahme und Beschreibung der Pflanzendecke. Hdb. biol. Arb. meth. **11**, Berlin 1932.
RAUNQUIAER, C.: Om biologiske Typer. Kopenhagen 1904.
– The life–forms of plants and statistical plant geographie. Oxford 1934.
RAWITSCHER, F.: Die Erschöpfung tropischer Böden infolge Entwaldung. Acta trop. **3**, Basel 1946.
– The Water Economy of the vegetation of the „Campos Cerrados" in Southern Brasil. J. of Ecol. **36**, Sao Paulo 1948.
RESVOLL, R.: Beschuppte Laubknospen in den immerfeuchten Tropenwäldern Javas. Florida **118**, Berlin 1925.
RICHARDS, M. A.: The Tropical Rain Forest. Cambridge 1952.
ROLLET, B.: La regeneration naturelle en Forêt dense humide sempervirente . . . de la Guayane venezuelienne; Rev. Bois et Forêt de Tropiques. **124**, Paris 1969.
– La Vegetation du Cambodge. Centr. techn. Forest. Trop. **144**, Nogent-sur-Marne 1972.
ROMELL, L. G.: Sur la règle de distribution des frequénces; Sv. Bot. Tidskr., **14**, Stockholm 1920.
ROTH, I.: Histogenese und morphologische Deutung der Blätter von Psilotum nudum. Flora. **153**, Berlin 1963.
– Histogenese der Lentizellen am Hypocotyl von Rhizophora Mangle L. Österr. Bot. Z. **112**, Wien 1965
– und MERIDA, T.: Morphological and anatomical studies of leaves of the plants of venezuelan cloud forest. Act. Biol. Ven. **7**, Caracas 1971.
– Estructura anatomica de la hoja de algunos xerofitos de la playa de Cumana. Acta Biol. Ven. **6**, Caracas 1970
– Anatomía de las hojas de plantas de los Páramos venezolanos. **2**. Espeletia. Caracas. Act. Bot. Ven. Caracas 1973.
– (Werke dieser Autorin über tropische Rinden und Früchte wurden im Manuskriptzustand konsultiert, sie sind z. Z. im Erscheinen)
ROTHMALER und MEUSEL: Flora von Deutschland. Leipzig 1972.
RUGE, U.: Angewandte Pflanzenphysiologie als Grundlage für den Gartenbau. Stuttgart 1966.
RUSELL, B.: Principia mathematica. Cambridge 1950.
SAN JOSÉ, J., y FARIÑAS, M., R.: Cambios de la Vegetacíon Protejida de la Quema . . . Bol. Soc. Cie. Nat. **119**, Caracas 1962.
SANTAMARIA, F., y Bonazzi, F.: Factores edaficos que contribuyen a la creación de un ambiente xerofitico en el Alto Llano: El Arrecife. Bol. Soc. Cie. Nat. **25**, Caracas 1963.
SCHÄFER, E.: Ökologischer Querschnitt durch den Parque Nacional de Aragua. Ornith. **93**, 1952.
SCHARFAETTER, R.: Biographien von Pflanzensippen. Wien 1953.
SCHIMPER, A. F. W.: Über Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration. Vornehmlich in der Flora Javas. Sitzungsber. Akad. Wiss. **7**, Berlin 1890.
– FABER, F. C.: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1935.
SCHMID, E.: Der Ganzheitsbegriff in der Biocoenologie und in der Landschaftskunde. Geogr. Helvetica **3**, Zürich 1955.
SCHMITHÜSEN, J.: Allgemeine Vegetationsgeographie. Berlin 1968.
– Gesamtbild der Vegetation auf Grund von Gestaltwahrnehmung und wissenschaftlicher Analyse. Erlangen 1969.
– Atlas zur Biographie. Bibliogr. Inst. **303**, Mannheim 1976.
SCHOLANDER, P. F.: Gas exchange in the roots of mangroves. Amer. J. Bot. **42**, 1955.
SCHUBERT, C.: Suelos estriados . . . de los Andes Venezolanos. Act. Cie. Ven. **23**, 1972.
– Late Pleistocene glaciacion of Páramo de La Cualata. Geol. Rdsch. **63**, Caracas 1972.
SCHULZ – SCHOMBURGK, E.: Influencia de la materia organica sobre el Intercambio ionico en los suelos del Llano. Agr. Trop. **4**, Maracay 1954.

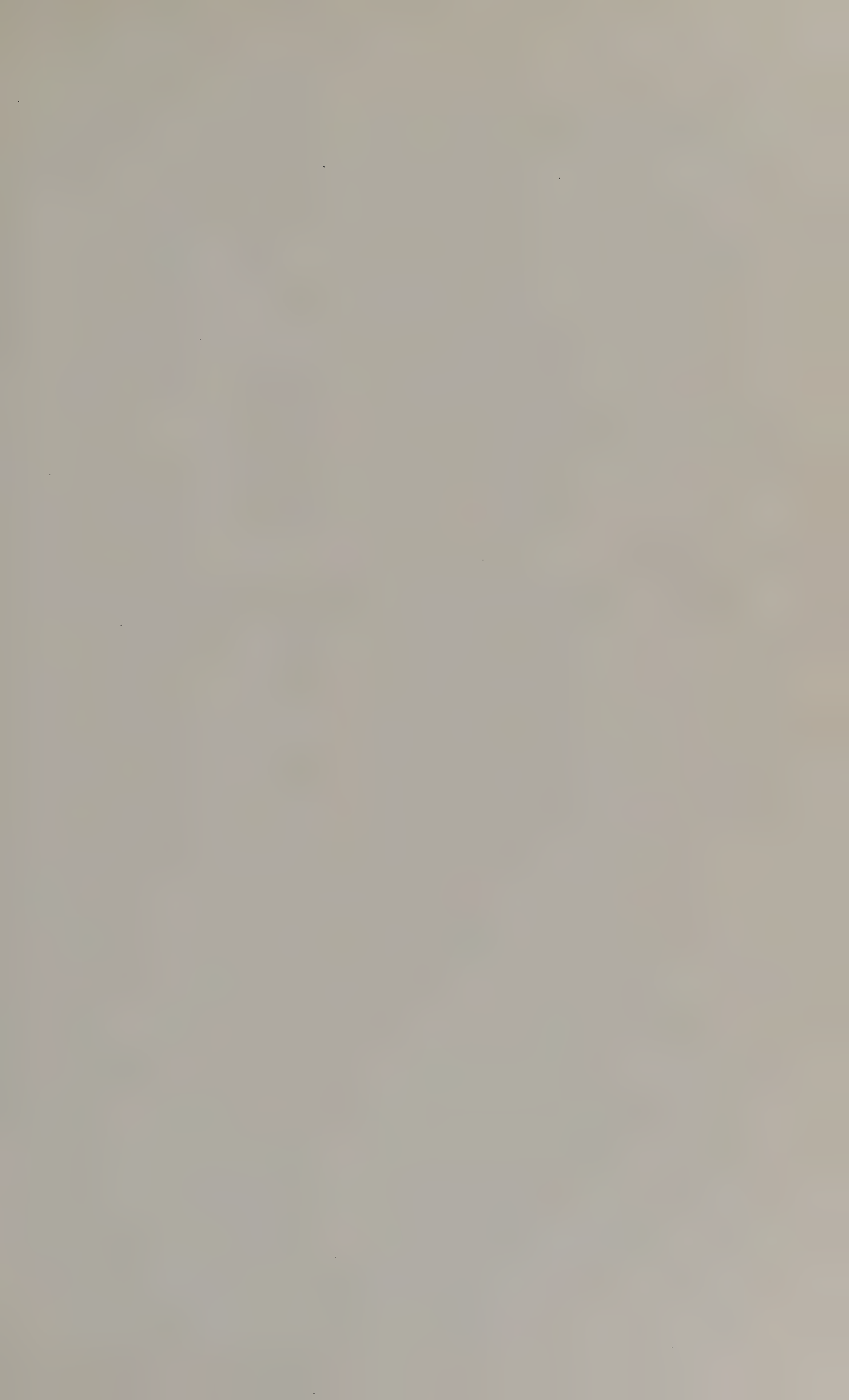
SCHWEINFURT, U.: Die horizontale und vertikale Verbreitung der Vegetation im Himalaja. Bonn 1957.
SCHWEINFURTH, G.: Pflanzengeographische Skizze des gesamtesten Nilgebietes und der Uferländer des Roten Meeres. Peterm. Mitt. Jena 1868.
SEYBOLD, A.: Die pflanzliche Transpiration. Erg. Biol. **5**, Berlin 1930.
SINNOT, F. W., and Bailey, W.: Investigations on the phylogeny of the angiosperms. Amer. J. Bot. **1**, 1914.
SIOLI, H.: Bemerkungen zur Typologie amazonischer Flüsse. Amazonia **1**, Plön 1965.
– A limnologia e a sua importancia em pesquisas da Amazonia. Amazonia **1**, Plön 1965.
– und KLINGE, H.: Über Gewässer und Böden des brasilianischen Amazonasgebietes. Erde, Z. ges. Erdkd. **92**, Berlin 1961.
– Anthropogene Vegetation im Brasilianischen Amazonasgebiet. Ber. Dt. Bot. Ges., Berlin 1969.
SMITH, A. C., and KOCH, M., F.: The genus Espeletia. A study in philogenetic Taxonomy. Brittonia **1/7**, 1935.
SMITH, P. A.: Notes on Wind-related Growth Patterns of Páramo-Plants of Venezuela. Biotropica **4**, 1972.
– Ecology of Espeletia (Research Proposal) Duke Univ. 1970.
STAHL, E.: Regenfall und Blattgestalt. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg **11**, Buitenzorg 1893.
STEENIS, C. G.: On the Origin of the Malayan Montain Flora. Bull. Jard. **3/13** , Buitenzorg 1935.
STEYERMARK, J.: Flora del Auyantepui. Acta Bot. Ven. **2**, 1967.
STOCKER, O.: Compendio de Botanica. Barcelona 1959.
– Die „Stoffproduktion" im Urwalde und in andern Pflanzengesellschaften im Gleichgewicht. Mitt. Flor.-soz. Arb.-gem. **14**, Festschr. Tüxen. Rinteln 1969.
– Grundlagen, Methoden und Probleme der Ökologie. Ber. Dt. Bot. Ges. **70**, Berlin 1957.
– Das System der Biologischen Wissenschaften und das Problem der Finalität in empirischer und transzendentaler Beleuchtung. Philosophia Naturalis. Meisenheim 1958.
– Steppe, Wüste und Savanne. Veröff. Geobot. Inst. Rübel. ETH Zürich 1962.
– Das dreidimensionale Schema der Vegetationsverteilung auf der Erde. Ber. Dt. Bot. Ges. **76**, Berlin 1963.
TAKHTAJAN, A.: Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen. Stuttgart 1973.
TAMAYO, F.: Notas explicativas del Ensayo del Mapa fitogeografico de Venezuela. Inv. Dir. Rec. Nat. Minist. Agric. y Cria. 1955.
TEOPHRASTI ERESII: Historia Plantarum. Wimmer. Leipzig (Athen) 1854.
THIENEMANN, A.: Die Grundlagen der Biocoenotik. Festschr. Zschokke. 1920.
– Leben und Umwelt. Bios **12**, Leipzig 1941.
THIRMANN, J.: Essai de Phytostatique appliqué à la chaine du Jura. Berne 1849.
TISCHLER, W.: Ökologie. Jena 1975.
TOSAICO, H.: La fisionomía de las hojas en algunas formaciones tropicales. Turrialba. Costa Rica 1959.
TRAUTNER, E.: Die Anatomie und Holzzuwachsbildung von Hölzern der andinen Baumgrenze. Diss. Bot. Inst. München 1958.
TROLL, C.: Gedanken und Bemerkungen zur Pflanzengeographie. Geograph. Z. **14**, Zürich 1935.
– Termiten-Savannen. Länderkdl. Forsch. Festschr. Kreps. Stuttgart 1936.
– Das Pflanzenkleid der Tropen in seiner Abhängigkeit von Klima, Boden und Mensch. Tagungsber. Geogr.-Tag 1951; Remagen 1952.
– Zur Physiognomik der Tropengewächse. Bonn 1958.
TSCHUDY R. H., TSCHUDY B. D., and VARESCHI, V.: Modern Fern Spores of Rancho Grande. Venezuela. Acta Bot. Ven. **1**, 1965.
TURESSON, G.: Die Pflanzenart als Klimaindikator. Fysiogr. Sällskap. Förhd. **2**, Lund 1932.
TÜXEN, R. und ELLENBERG, H.: Der systematische und der ökologische Gruppenwert. Mitt. flor.-soz. Arbeitsgem. **3**, Hannover 1937.
TÜXEN, R.: Die Lüneburger Heide. Erg. Nieders. Lehrerfortbildg. **9**, Hannover 1968.
– Stand und Ziele geobotanischer Forschung in Europa. Ber. Geobot. Inst. ETH. **39**, Zürich 1969.
VARESCHI, V.: Die Gehölztypen des obersten Isartales. Innsbruck 1931.
– Verwandlungen eines Blattes. Z. Schutz Alpenpfl. München 1939.
– und F. v. BISSING: Der Fußboden aus dem Palaste des Königs Amenophis IV von El Ha-

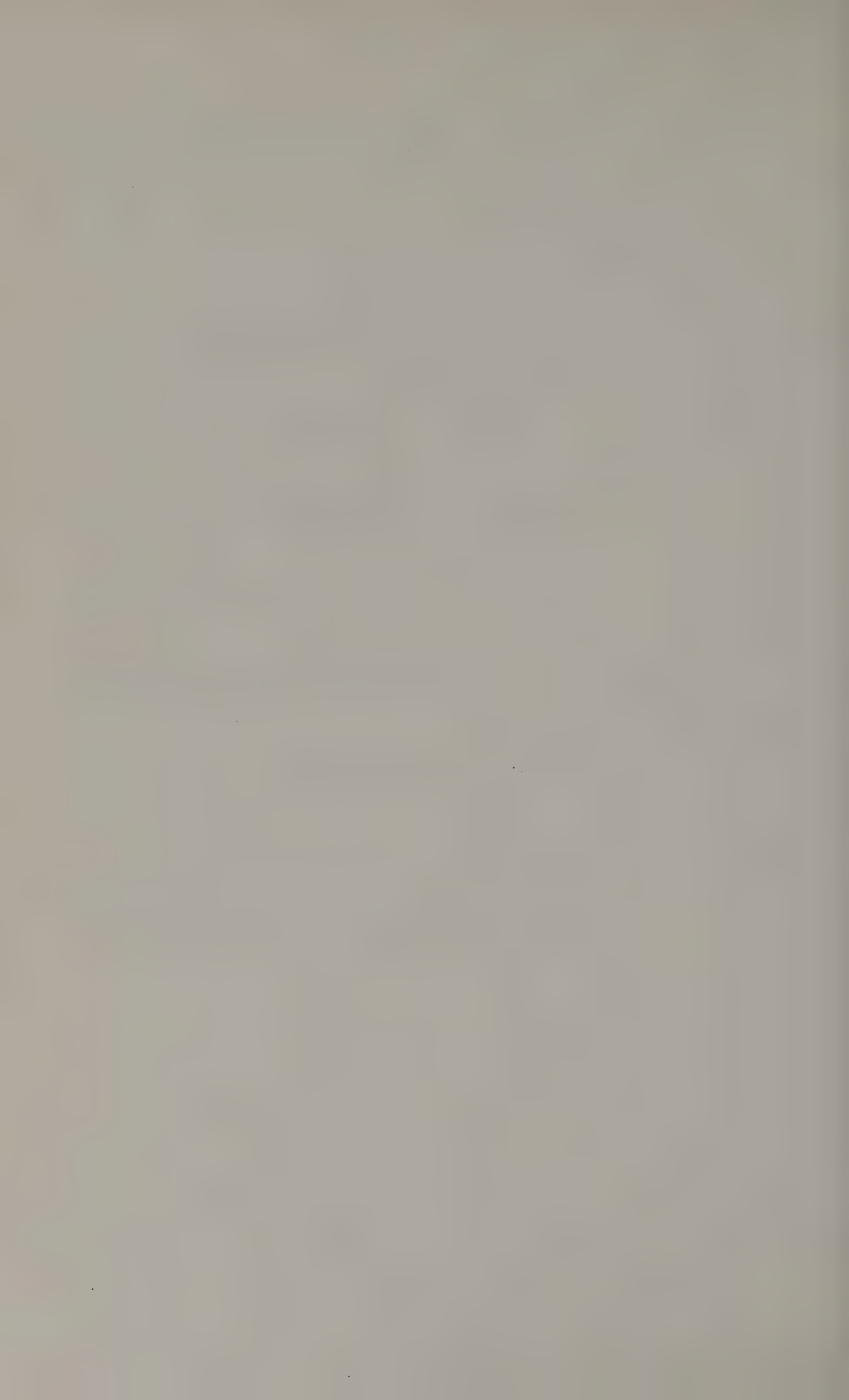
wata. München 1940.
– Über die Wettbewerbsspannung in einigen alpinen und tropischen Pflanzengesellschaften. Phyton **3**, Horn 1934.
– Zur Frage der Oberflächenentwicklung von Pflanzengesellschaften der Alpen und Tropen. Planta. Berlin 1951.
– Die Pflanzengeographischen Grundlagen des Gebietes der Deutschen Limnologischen Venezuela-Expedition. Aus Gessner, F.: Ergebnisse der . . . Berlin 1956.
– Algunos aspectos de la Ecologia vegetal de la zona mas alta de la Sierra Nevada de Mérida. Rev. Fac. Forst. **3**, Mérida 1957.
– Observaciones sobre la transpiración de árboles llaneros durante la época de Sequía. Bol. Soc. Cie. Nat. **96**, Caracas 1960.
– La Vegetación del Lago de Asfalto de Guanoco (en colaboración con Lasser, T.) Acta Biol. Ven. **2**, Caracas 1959.
– La Quema como factor ecológico en los Llanos. Bol. Soc. Ven. Cie. Nat. **101**, Caracas 1962.
– Sobre las Formas biologicas de la Vegetation tropical. Bol. Soc. Cie. Nat. **26**, Caracas 1966.
– Comparación entre selvas neotropicales y paleotropicales en base de su aspecto de biótipos. Acta Bot. Ven. **3**, Caracas 1969.
– La Flora de los Páramos de Venezuela. Ed. Univ. ULA. Mérida 1970.
– Las Sabanas de Caracas. Acta Bot. Ven. **4**, Caracas 1969.
– y Huber, O.: La radiación solar y las estaciones anuales de los Llanos de Venezuela. Boll. Soc. Cie. Nat. **29**, Caracas 1971.
– El Problema de la Vegetación óptima. Mem. Congr. Lat.-amer. de Ecología. México 1972.
– Plantas entre mar y tierra, una florula de las costas del Mar Caribe. Venezuela. Caracas 1979.
Veillon, J. P.: Relaciones . . . de la Masa Forestal . . . con el factor climatico humedad pluvial. Mérida 1963.
Viart, M., und Mitarb.: Bioclimatic du Sous-Continent Indien. Pondichéry 1965.
Vogt, H. H.: Salzpflanzen am Straßenrand. Kosmos. **4**, 1977.
Vouk, V.: Die Probleme der Biologie der Thermen. Rev Hydrobiol. u. Hydrogr. **11**, Berlin 1923.
Wagner, Ch.: Lehrbuch der theoretischen Forsteinrichtung. Berlin 1928.
Wagner, W. H.: The classification of Leaftypes of Land plants. Amer. J. Bot. **61**, 1974.
Walter, H.: Die Vegetation der Erde in ökophysiologischer Betrachtung. Jena 1973.
– Vegetation und Klimazonen (UTB 14). Stuttgart 1979.
– Globale Gliederung der natürlichen terrestrischen Ökosysteme. Flora **165**, 1976.
Warming, E.: Plantesamfund. Kopenhagen 1895.
Webb, L. J.: Edaphic differentiation of some forest types in Eastern Australia. J. Ecol. **57**, 1969.
Webber, P. J.: Tundra primary productivity. Arctic and alpine Environments. London 1975.
Weber, H.: Los Páramos de Costa Rica. San José 1959.
Weberbauer: Die Pflanzen der peruanischen Anden. Leipzig 1911.
Wilhelmy, H.: Die klimamorphologische und pflanzengeographische Entwicklung des Trockengebietes . . . seit dem Pleistozän. Die Erde. 1954.
Wölfflin, H.: Die Kunst Albrecht Dürers. München 1943.
Worringer, W.: Die altdeutsche Buchillustration. München 1912.
Zimmermann, W.: Die Phylogenie der Pflanzen. Stuttgart 1959.

Register

Die Stichworte des Inhaltsverzeichnisses bzw. der Überschriften sind nicht im Register enthalten. Die Begriffe sind meist in der Hauptwortform angegeben.

Verzeichnis der Farbtafeln







weniger mannigfaltigen Pflanzengemeinschaften der gemäßigten und kalten Erdstriche an den tropischen Verhältnissen zu messen.

Der Autor hat in dieser Vegetationsökologie eine Vielzahl unmittelbarer Erfahrungen seiner dreißigjährigen Arbeit in den Tropen verwertet. So ist sein Werk ein persönliches wissenschaftliches Bekenntnis, gerade dann, wenn es sich teilweise in Widerspruch zu eingefahrenen Lehrmeinungen stellt. Unter all diesen Gesichtspunkten ist deshalb ein vorwiegend physiognomischer Modus procedendi gegeben, der es ermöglicht, das scheinbar so verwirrende Gestaltphänomen der tropischen Vegetation analytisch, ganzheitlich und anschaulich zu erfassen.

Ellenberg, Vegetation Mitteleuropas

Seit dem ersten Erscheinen dieses Buches vor 14 Jahren nahmen Vegetationskunde und Ökologie einen erfreulichen Aufschwung, und manche Wissenslücke konnte geschlossen werden. Umweltprobleme werden heute ernst genommen. Dieser Entwicklung versucht die 2. Auflage gerecht zu werden, ohne den Charakter des Buches und die Hauptzüge seines Aufbaues abzuwandeln.

Franz, Ökologie der Hochgebirge

Das Buch gibt einen umfassenden Überblick über Entstehung und Abtragung der Hochgebirge, Verwitterung und Bodenbildung im Hochgebirge und in polaren Bereichen, über das Hochgebirgsklima, die Autökologie der Hochgebirgspflanzen und -tiere sowie über den Einfluß des Hochgebirgsklimas auf den Menschen. Es wendet sich an alle Wissenschaftler und Fachleute, die heute an den wichtigen Fragen der Ökologie, der Natur- und Landschaftsgestaltung interessiert sein müssen.

